

Ecole Doctorale SIBAGHE
Systèmes Intégrés en Biologie, Agronomie,
Géosciences, Hydrosociences et Environnement

Mémoire présenté pour l'obtention de l'Habilitation à Diriger des Recherches

Floraison et phénologie des arbres fruitiers tropicaux
Une recherche appliquée à l'agronomie

Frédéric Normand

Soutenue le 01 avril 2014

devant le jury composé de

Isabelle Chuine, Directeur de Recherche, CNRS

rapporteur

Jens Wünsche, Professeur, University of Hohenheim

rapporteur

Hervé Cochard, Directeur de Recherche, INRA

rapporteur

Françoise Lescourret, Directeur de Recherche, INRA

examineur

Jean-Noël Aubertot, Chargé de recherche, HDR, INRA

examineur

Doyle McKey, Professeur d'Université, UM2

examineur

Sommaire

Remerciements	3
---------------------	---

Partie I	5
-----------------------	----------

Curriculum vitae, publications, encadrement et enseignement

I- Curriculum Vitae	7
---------------------------	---

I.1- Etat civil	7
I.2- Diplômes	7
I.3- Langues étrangères	7
I.4- Parcours professionnel	7
I.5- Coordination de projets de recherche	8
I.6- Evaluation d'articles scientifiques et de projets	8
I.7- Affiliation à des sociétés savantes	9
I.8- Participation à des conseils et comités	9

II- Publications scientifiques et documents à vocation de transfert	9
---	---

II.1- Articles publiés ou acceptés dans des revues internationales à comité de lecture et facteur d'impact	9
II.2- Articles soumis ou en rédaction pour des revues internationales à comité de lecture et facteur d'impact	10
II.3- Articles publiés dans des revues à comité de lecture, sans facteur d'impact	11
II.4- Articles publiés dans des revues sans comité de lecture	12
II.5- Ouvrages et chapitres d'ouvrages scientifiques	12
II.6- Brevets	12
II.7- Mémoires diplômant	12
II.8- Actes de symposium internationaux	12
II.9- Actes de symposium nationaux	14
II.10- Communications à symposium internationaux, sans acte	15
II.11- Communications à symposium nationaux, sans acte	16
II.12- Documents à vocation de transfert (profession, grand public)	16
II.13- Documents techniques et de recherche, rapports de projets	17
II.14- Rapports d'expertise	18
II.15- Autres documents et présentations en interne CIRAD	18

III- Activités d'encadrement	18
------------------------------------	----

III.1- Thèses	18
III.2- Stages diplômants de fin d'étude	19
III.3- Stages non diplômants	21
III.4- Volontaires Civils à l'Aide Technique (VCAT) et Volontaires du Service Civique (VSC)	23

IV- Activités de formation	24
----------------------------------	----

Partie II	25
------------------------	-----------

Mémoire de travaux de recherche

I- Introduction	27
-----------------------	----

I.1- Parcours professionnel au CIRAD	27
I.2- Contexte et questions de recherche	29

II- Intégrer la température dans le temps : la notion de temps thermique	35
III- Modélisation d'une floraison asynchrone	40
IV- Déterminants de l'occurrence et de la date l'apparition des bourgeons floraux	45
IV.1- Le statut carboné de l'arbre : sa dynamique et son effet sur la floraison	46
IV.2- Effet de facteurs architecturaux sur l'apparition et le déroulement de la floraison	51
V- L'allométrie : un même outil pour plusieurs objectifs, à utiliser à bon escient	57
V.1- Allométrie prédictive : estimation de caractéristiques structurales de systèmes ramifiés à partir d'une mesure de diamètre	59
V.2- Allométrie fonctionnelle : distribution de la biomasse entre les feuilles et les axes de systèmes ramifiés en relation avec les caractéristiques mécaniques et hydrauliques des axes	62
VI- Les interactions entre la phénologie de l'arbre fruitier et les bio-agresseurs	64
VII- Conclusion	68
Partie III	69
Projet de recherche	
I- Introduction	71
II- Comprendre les mécanismes impliqués dans le déclenchement et l'entretien de l'alternance de production du manguier	72
II.1- Contexte, enjeux, objectif	72
II.2- Démarche scientifique	74
II.3- Mise en œuvre et partenariats	74
III- Modéliser l'élaboration du rendement et de la qualité du fruit pour le manguier	75
III.1- Contexte, enjeux, objectif	75
III.2- Démarche scientifique	76
III.3- Mise en œuvre et partenariats	79
IV- Application à un autre contexte agronomique et climatique: vers la maîtrise du rendement et de la qualité de la mangue au Sénégal	80
IV.1- Contexte, enjeux, objectif	80
IV.2- Démarche scientifique	80
IV.3- Mise en œuvre et partenariats	81
V- Application à une autre espèce : approche agronomique, architecturale et écophysiologique de l'alternance de production du giroflier à Madagascar	82
V.1- Contexte, enjeux, objectif	82
V.2- Démarche scientifique	83
V.3- Mise en œuvre et partenariats	84
VI- Intégration de mon projet de recherche dans mon unité de recherche et dans le dispositif du CIRAD à la Réunion	85
Bibliographie	87

Remerciements

La recherche est une aventure scientifique, mais aussi une grande aventure humaine. Les travaux présentés dans ce mémoire et son évaluation pour l'obtention de l'HDR n'ont été possibles que grâce à l'implication de différentes personnes que je tiens à remercier

En tout premier lieu, je remercie les membres de mon jury qui malgré des plannings très chargés m'ont fait l'honneur d'accepter d'évaluer mon travail de recherche et mon projet dans le cadre de cette HDR. Je les remercie également pour les discussions très intéressantes au cours de la soutenance.

Je voudrais aussi remercier tout particulièrement Pierre-Eric Lauri qui a accepté d'être mon 'Directeur de HDR' et qui m'a donné d'excellents conseils pour améliorer le manuscrit et la présentation orale. Merci aussi pour ces années de collaboration où j'ai beaucoup appris sur l'architecture des arbres et la conduite des vergers.

Je remercie Eric Malézieux, mon directeur d'unité, qui, sous d'autres responsabilités, m'avait engagé dans ma démarche de thèse, et qui m'a maintenant soutenu et encouragé pour cette HDR.

Je tiens à remercier l'ensemble de mes partenaires scientifiques, ainsi que les étudiants que j'ai encadrés et co-encadrés. Tous les citer ici serait long (ils le sont dans le mémoire) et je risque d'en oublier. Sans eux, mes travaux de recherche ne seraient pas arrivés où ils en sont, et je ne me serais pas autant enrichi des échanges que nous avons eus ensemble.

Je remercie toute l'équipe technique de la Réunion, et en particulier Doralice et Muriel, deux techniciennes de choc.

Je remercie mes collègues de l'unité HortSys, en particulier ceux de la Réunion pour leur soutien au quotidien dans cette aventure, mais aussi ceux qui sont basés en métropole, en Afrique et aux Antilles et qui m'ont témoigné leurs encouragements. Je remercie en particulier Dolores Molinier qui a mis en œuvre toute la logistique autour de la soutenance.

Enfin un grand merci aux producteurs de fruits qui ont accueilli une partie de mes travaux dans leurs vergers, dans lesquels j'ai passé sans doute plus de temps que sur les vergers des stations de recherche. Les discussions autour des résultats et leurs avis de professionnel m'ont beaucoup apporté, notamment pour envisager de façon concrète les applications de mes travaux.

PARTIE I

**Curriculum vitae, publications,
encadrement et enseignement**

I- Curriculum Vitae

I.1- Etat civil

Frédéric NORMAND

Né le 29 juillet 1965 à Dijon (21)

Français

Adresse professionnelle :

Cirad, UR HortSys

Station de Bassin Plat

BP 180

97455 Saint-Pierre cedex

Ile de la Réunion

Téléphone : +262 2 62 96 93 64

Fax : +262 2 62 96 93 68

Adresse électronique : frederic.normand@cirad.fr

I.2- Diplômes

2002 : Doctorat en Sciences Agronomiques, Institut National Agronomique Paris-Grignon

1987 : Ingénieur Agronome, Ecole Nationale Supérieure Agronomique de Montpellier

I.3- Langues étrangères lues, parlées, écrites

Anglais

Espagnol

I.4- Parcours professionnel

Depuis 01/2010 : CIRAD-PERSYST, UR 103 (HortSys), Saint-Pierre, La Réunion

En plus des activités de recherche menées depuis août 2002 et présentées ci-dessous, j'assume les responsabilités suivantes :

- Responsable de l'animation de la construction du Dispositif de Recherche et d'Enseignement en Partenariat (DP) « Co-conception de systèmes agro-alimentaires de qualité » à la Réunion
- Responsable du programme de recherche PIMAN (Production Intégrée de Mangues, ANanas et autres fruits tropicaux) du CIRAD-Réunion au sein duquel se trouvent mes activités scientifiques. Ce programme interdisciplinaire rassemble 7 chercheurs de 4 unités de recherche du CIRAD.
- Responsable de la station de recherche de Bassin-Plat à Saint-Pierre incluant un domaine de 12 ha de terrains expérimentaux
- Représentant de l'UR HortSys pour le CIRAD Réunion

Depuis 08/2002 : CIRAD-PERSYST, UR 103 (HortSys), Saint-Pierre, La Réunion

- Gestion d'une équipe scientifique et technique (deux techniciennes, une assistante, un chef de culture, trois tractoristes et ouvriers spécialisés).
- Responsable d'une opération de recherche sur le fonctionnement du manguier et sa modélisation architecturale et fonctionnelle, incluant l'étude des déterminants de la floraison, et plus largement de la phénologie (hypothèses relatives aux aspects carbonés et architecturaux).
- Application des résultats à la mise au point de modes de conduite du manguier pour améliorer la régularité et la qualité de la production, et pour synchroniser les stades phénologiques dans le verger.

- Travail au sein d'une équipe interdisciplinaire et nombreuses interactions entre mon travail et l'élaboration de la qualité au champ, la détermination du potentiel de conservation du fruit, l'entomologie et la recherche de méthodes de luttés alternatives à la lutte chimique.
- Montage de projets (appels à projet Ministères, UE, Agropolis Fondation, ...).
- Encadrement de thésards, VCATs, et stagiaires (M1 et M2).

01/2000 - 07/2002 : CIRAD-FLHOR, Saint-Benoît, La Réunion

- Responsable d'une opération de recherche sur l'élaboration du rendement et de la qualité du goyavier-fraise : Modélisation de la floraison, de la fécondation et de la croissance du fruit du goyavier-fraise (*Psidium cattleianum*) en vue de simuler l'élaboration du rendement et du poids du fruit en fonction du mode de conduite du verger (Thèse soutenue le 4 juillet 2002 [F1]).

01/1992 - 12/1999 : CIRAD-FLHOR, Saint-Benoît, La Réunion

- Responsable du programme d'expérimentation des Hauts de l'Est et du Nord-Est de la Réunion : Mise au point de référentiels techniques et économiques pour des cultures innovantes de diversification en zone tropicale humide de moyenne montagne. Travail mené en milieu réel, en collaboration avec les agriculteurs et les partenaires du développement et de l'aménagement.
- Principales espèces étudiées : le goyavier-fraise (*Psidium cattleianum*), les palmistes et les passiflores.
- Encadrement de stagiaires (DAG, DAA, DESS).

01/1990 - 12/1991 : CIRAD-IRFA, Garoua, Cameroun

- Responsable de la station de recherches fruitières de Kismatari (50ha) : Gestion et suivi de la station ; élaboration et suivi d'un programme de recherches sur l'évaluation variétale, sur station et en milieu paysan ; actions diverses de développement fruitier.
- Travaux menés sur les agrumes, le manguiier, le goyavier, le papayer et l'anacardier

09/1988 - 12/1989 : CIRAD-IRFA, Saint-Pierre, La Réunion

- Volontaire Civil à l'Aide Technique (VCAT) sur le programme de recherche sur litchi. Les différents aspects de la culture (évaluation variétale, multiplication, agronomie, récolte et post-récolte) ont été abordés avec des essais sur station et chez des agriculteurs.

I.5- Coordination de projets de recherche

Chef du projet 'Approche intégrée de la filière mangue à la Réunion', projet qui s'est déroulé de mars 2007 à décembre 2009, financé par le Ministère de l'Agriculture et de la Pêche (CAS DAR).

I.6- Evaluation d'articles scientifiques et de projets

2003-2013 : Evaluation de 16 manuscrits (ms) pour les revues *Journal of Ecology* (1 ms), *Annals of Botany* (1 ms), *Tree Physiology* (2 ms), *American Journal of Botany* (1ms), *Botany* (2 ms), *Journal of Plant Physiology* (2 ms), *New Zealand Journal of Crop and Horticultural Science* (2 ms), *Scientia Horticulturae* (3 ms), *Fruits* (1 ms), *Scientia Agricola* (1 ms).

2012 : Evaluation d'un projet de recherche présenté à l'appel à projet "Less is more – Sustainable production in agriculture and horticulture" du Netherlands Organisation for Scientific Research (NWO).

2013 : Evaluation de quatre manuscrits issus de communications orales présentées lors du 10th International Mango Symposium, 3-7 June 2013, Punta Cana, Dominican Republic et destinés à être publiés dans un volume de *Acta Horticulturae*.

I.7- Affiliation à des sociétés savantes

International Society for Horticultural Science (ISHS) depuis 2000
Botanical Society of America (BSA) depuis 2011

I.8- Participation à des conseils et comités

- Membre du Conseil de l'Ecole Doctorale Sciences Technologie Santé de l'Université de la Réunion depuis 2013.
- Membre du Conseil d'Orientation Scientifique et Technique de l'Association Réunionnaise pour la Modernisation de l'Economie Fruitière, Légumière et HORTicoles (ARMEFLHOR, centre d'expérimentation horticole) depuis 2012.
- Représentant du CIRAD au conseil de centre du CFPPA de Saint-Paul (La Réunion) depuis 1995.
- Représentant du CIRAD au conseil scientifique et de gestion du GIS HORTITROP de 2003 à 2006.
- Membre du comité scientifique du 1st International Guava Symposium, 05-08 décembre 2005, Lucknow, Inde

II- Publications scientifiques et documents à vocation de transfert

Facteur H : 4 (Web of Science, 17 sept 2013)

Dans les références suivantes, le nom des étudiants encadrés en thèse ou en master est souligné.

II.1- Articles publiés ou acceptés dans des revues internationales à comité de lecture et facteur d'impact

L'impact factor et le classement de chaque revue dans sa catégorie sont donnés pour l'année de publication. Pour les publications de 2013, les dernières disponibles, de 2012, sont indiquées. Source : JCR.

- [A1] Dambreville A., Lauri P-E., Trottier C., Guédon Y., **Normand F.** 2013. Deciphering structural and temporal interplays during the architectural development of mango trees. *Journal of Experimental Botany*, 64: 2467-2480. (IF2012: 5.242; 13/195 Plant Sciences)
- [A2] Amouroux P., **Normand F.**, Nibouche S., Delatte H. 2013. Invasive mango blossom gall midge, *Procontarinia mangiferae* (Felt) (Diptera: Cecidomyiidae) in Reunion Island: ecological plasticity, permanent and structured populations. *Biological Invasions*, 15(8): 1677-1693. (IF2012: 2.509; 10/40 Biodiversity Conservation)
- [A3] Dambreville A., **Normand F.**, Lauri P-E. 2013. Plant growth co-ordination *in natura*: a unique temperature controlled law among vegetative and reproductive organs in mango. *Functional Plant Biology*, 40: 280-291. (IF2012: 2.471; 51/195 Plant Sciences)
- [A4] Madhou M., **Normand F.**, Bahorun T., Hormaza J.I. 2013. Fingerprinting and analysis of genetic diversity of litchi (*Litchi chinensis* Sonn.) accessions from different

- germplasm collections using microsatellite markers. *Tree Genetics & Genomes*, 9: 387-396. (IF2012: 2.397; 6/60 Forestry)
- [A5] **Normand F.**, Lauri P.E. 2012. Assessing models to predict vegetative growth of mango at the current-year branch scale. *American Journal of Botany*, 99 (3): 425-437. (IF2012: 2.586; 47/195 Plant Sciences)
- [A6] Molecular Ecology Resources Primer Development C, A'Hara S.W., Amouroux P., *et al.* 2012. Permanent Genetic Resources added to Molecular Ecology Resources Database 1 August 2011-30 September 2011. *Molecular Ecology Resources*, 12: 185-189.
Papier rattaché disponible en ligne: Amouroux P., **Normand F.**, Nibouche S. and Delatte H. Isolation and characterisation of microsatellite markers from *Procontarinia mangiferae* (Felt). <http://tomato.biol.trinity.edu/manuscripts/12-1/mer-11-0204.pdf> (IF2012: 7.432; 7/136 Ecology)
- [A7] **Normand F.**, Pambo Bello A.K., Trottier C., Lauri P.E. 2009. Is axis position within tree architecture a determinant of axis morphology, branching, flowering and fruiting? An essay in mango. *Annals of Botany*, 103 (8): 1325-1336. (IF2009: 3.501; 18/173 Plant Sciences)
- [A8] **Normand F.**, Bissery C., Damour G., Lauri P.E. 2008. Hydraulic and mechanical stem properties affect leaf-stem allometry in mango cultivars. *New Phytologist*, 178 (3): 590-602. (IF2008 : 5.178 ; 9/156 Plant Sciences)
- [A9] Lechaudel M., Vercambre G., Lescourret F., **Normand F.**, Génard M. 2007. An analysis of elastic and plastic fruit growth of mango in response to various assimilate supplies. *Tree Physiology*, 27 (2): 219-230. (IF2007: 2.141; 3/39 Forestry)
- [A10] Urban L., Montpied P., **Normand F.** 2006. Season effects on leaf nitrogen partitioning and photosynthetic water use efficiency in mango. *Journal of Plant Physiology*, 163 (1): 48-57. (IF2006: 1.521; 46/147 Plant Sciences)
- [A11] **Normand F.**, Habib R., Chadoeuf J. 2002. A stochastic flowering model describing an asynchronously flowering set of trees. *Annals of Botany*, 90 (3): 405-415. (IF 2002: 1.476; 36/135 Plant Sciences)
- [A12] **Normand F.**, Habib R. 2001. Nitrogen fertilisation induces floriferous flush in strawberry guava (*Psidium cattleianum*). *Agronomie*, 21 (8): 735-742. (IF 2001: 0.493; 25/55 Agronomy)
- [A13] **Normand F.**, Habib R. 2001. Phenology of strawberry guava (*Psidium cattleianum*) in Reunion Island. *Journal of Horticultural Science and Biotechnology*, 76 (5): 541-545. (IF2001 : 0.707; 8/20 Horticulture)

II.2- Articles soumis ou en rédaction pour des revues internationales à comité de lecture et facteur d'impact

- [A14] Bricca E., Nibouche S., Delatte H., **Normand F.**, Amouroux P. Test of the pathogenicity of two commercial *Beauveria* strains on third instar larvae of the mango blossom gall midge, *Procontarinia mangiferae* (Felt) (Diptera: Cecidomyiidae). Soumis à *Fruits*.

- [A15] Lauri P-E., Marceron A., Garcia G., **Normand F.**, Dambreville A., Regnard J-L. Beyond simple drought-induced size reduction – Soil water deficit decreases the xylem conductance efficiency through petiole relative to leaf biomass. Soumis à *Plos One*.
- [A16] Dambreville A., Lauri P-E., **Normand F.**, Guédon Y. Linking growth and development : the concept of developmental growth stages. A soumettre à *Journal of Experimental Botany*.
- [A17] **Normand F.**, Lacointe A., Cotton S., Clément-Vidal A., Miallet-Serra I. Seasonal carbohydrate storage and mobilization in bearing mango trees (*Mangifera indica* L.). A soumettre à *Tree Physiology*.
- [A18] Amouroux P., **Normand F.**, Delatte H., Roques A., Nibouche S. Diapause of the mango flower gall midge, *Procontarinia mangiferae* (Felt) in Réunion island. A soumettre à *Journal of Insect Physiology*.

II.3- Articles publiés dans des revues à comité de lecture, sans facteur d'impact

- [B1] **Normand F.**, Michels T., Lechaudel M., Joas J., Vincenot D., Hoarau I., Desmulier X., Barc G. 2011. Approche intégrée de la filière mangue à La Réunion. *Innovations agronomiques*, 17: 67-81.
- [B2] Laskaridou-Monnerville A., Shum Cheong Sing A., **Normand F.**, Massoji N., Decagny G. 2003. Characterization of Costa Rican guava (*Psidium friedrichsthalianum* Ndz) from Réunion Island. *The Journal of Nature*, 15 (1): 107-112.
- [B3] **Normand F.**, Quilici S., Simiand C. 2000. Seasonal occurrence of fruit flies in strawberry guava (*Psidium cattleianum* Sabine) in Reunion Island : host phenology and fruit infestation. *Fruits*, 55 (4): 271-281.
- [B4] **Normand F.** 1999. Résultats d'une action de diversification fruitière menée à l'île de la Réunion. *Fruits*, 54 (4): 233-245.
- [B5] Paniandy J.C., **Normand F.**, Reynes M. 1999. Facteurs intervenant sur la conservation en frais de la goyave-fraise à l'île de La Réunion. *Fruits*, 54 (1): 49-56.
- [B6] **Normand F.**, Bouffin J. 1995. Amélioration du conditionnement et de la conservation du litchi à l'île de la Réunion. *Fruits*, 50 (3): 205-214.
- [B7] **Normand F.** 1994. Le goyavier-fraise, son intérêt pour l'île de la Réunion. *Fruits*, 49 (3): 217-227.
- [B8] **Normand F.**, Bouffin J. 1994. Management of litchi genetic resources in Reunion Island. *Fruits*, 49 (5-6) : 376-382.
- [B9] **Normand F.** 1992. Le conservatoire de matériel végétal agrumicole de Garoua, Nord Cameroun. *Fruits*, 47: 151-156.
- [B10] **Normand F.** 1992. Premiers résultats des travaux de sélection agrumes au Nord-Cameroun. *Fruits*, 47: 157-163.
- [B11] **Normand F.** 1992. Ravageurs du manguier et des agrumes au Nord-Cameroun. *Fruits*, 47 (2): 309-316.

- [B12] **Normand F.** 1988. Intérêt des marqueurs enzymatiques pour l'étude des agrumes. I. Diversité enzymatique chez les genres *Citrus* et *Poncirus*. Hypothèses de déterminisme génétique de huit systèmes enzymatiques. *Fruits*, 43 (10): 569-577.
- [B13] **Normand F.** 1988. Intérêt des marqueurs enzymatiques pour l'étude des agrumes. II. Application à l'étude génétique du genre *Poncirus*. *Fruits*, 43 (11): 651-655.

II.4- Articles publiés dans les revues sans comité de lecture

- [C1] Delpoux C., Germain J-F., Delvare G., Franck A., **Normand F.**, Quilici S. 2013. Les cochenilles à sécrétions cireuses sur manguiers à la Réunion. *Icerya seychellarum*, ravageur en recrudescence. *Phytoma*, 665: 45-49.
- [C2] Le Bellec F., **Normand F.** 2012. Fruits d'hier, fruits d'aujourd'hui : la mangue. *Les Antilles agricole* (28) : 32-34.
- [C3] **Normand F.** 1998. Le goyavier-fraise, un futur prometteur. *Fruitrop* (53 suppl.): p.I et IV.

II.5- Ouvrages et chapitres d'ouvrages scientifiques

- [D1] **Normand F.** 2004. *Psidium cattleianum*. In : *Crop protection compendium*. Wallingford : CAB International, 18 p.

II.6- Brevets

- [E1] Joas J., Léchaudel M., **Normand F.**, Urban L. 2011. Une méthode de détermination de la maturité d'une mangue en vue de sa récolte. Patent application n° 2 957 673, *Bulletin officiel de la propriété intellectuelle*, n°38 du 23 septembre 2011.

II.7- Mémoires diplômant

- [F1] **Normand F.** 2002. De la fleur au fruit : étude et modélisation de la floraison, de la fécondation-fructification et de la croissance du fruit chez le goyavier-fraise (*Psidium cattleianum*) Thèse de doctorat de l'Institut National Agronomique de Paris-Grignon, 200 p.
- [F2] **Normand F.** 1997. Utilisation de marqueurs enzymatiques pour l'étude génétique des genres *Citrus* et *Poncirus*. Mémoire de DAA, Ecole Nationale Supérieure Agronomique de Montpellier, France, 85 p.

II.8- Actes de symposium internationaux

Sauf spécification de poster, toutes les références suivantes sont des communications orales. Un astérisque signale la personne qui a présenté la communication ou le poster.

- [G1] **Normand* F.**, Lauri P-E, Legave J-M. 2013. Climate change and its probable Impact on mango production and cultivation. **Invited keynote**. 10th International Mango Symposium, 3-7 June 2013, Punta Cana, Dominican Republic. *Acta Horticulturae* (à paraître).

- [G2] Amouroux P., Delatte H., Nibouche S., Chadoeuf J., **Normand* F.** 2013. Genetics and biology of the mango blossom gall midge, *Procontarinia mangiferae*, a pest with highly adaptable life strategies. 10th International Mango Symposium, 3-7 June 2013, Punta Cana, Dominican Republic. *Acta Horticulturae* (à paraître).
- [G3] Amouroux P., **Normand* F.** 2013. Survey of mango pests on Reunion Island, with a focus on pests affecting flowering. *Acta Horticulturae*, 992: 459-466. (9th International Mango Symposium, 6-13 April 2010, Sanya, China).
- [G4] Dambreville A., **Normand* F.**, Lauri P-E. 2012. Alternating Patterns of Mango – Quantification at the growth unit level on four cultivars. 10th International Symposium on Orchard Systems, 3-6 December 2012, Stellenbosch, South Africa. *Acta Horticulturae* (à paraître).
- [G5] Madhou M., **Normand F.**, Bahorun T., Hormaza* J.I. 2012. Comparison of accessions conserved in different litchi germplasm collections using microsatellite markers. 4th International Symposium on Litchi, Longan and other Sapindaceae Fruits, 2-6 December 2012, White River, South Africa. *Acta Horticulturae* (à paraître).
- [G6] **Normand* F.**, Magne C., Lauri P.E. 2009. Effect of flowering and fruiting on branching of young mango trees : An architectural approach. [poster]. *Acta Horticulturae*, 820: 221-227. (8th International Mango Symposium, 05-10 February 2006, Sun City, South Africa).
- [G7] **Normand* F.**, Lagier S., Escoute J., Verdeil J.L., Mialet-Serra I. 2009. Starch localisation in mango tree : histological observations. *Acta Horticulturae*, 820: 245-250. (8th International Mango Symposium, 05-10 February 2006, Sun City, South Africa).
- [G8] Damour* G., **Normand F.** 2009. Distribution and variability of dry matter content in mango tree cv. Cogshall. *Acta Horticulturae*, 820: 231-238. (8th International Mango Symposium, 05-10 February 2006, Sun City, South Africa).
- [G9] Urban* L., **Normand F.**, Montpied P. 2009. Modelling the effects of flowering, drought and fruit load on mango leaf photosynthesis. *Acta Horticulturae*, 820: 271-279. (8th International Mango Symposium, 05-10 February 2006, Sun City, South Africa).
- [G10] Jannoyer* M., Urban L., Léchaudel M., **Normand F.**, Lauri P.E., Jaffuel S., Lu P., Joas J., Ducamp M-N. 2009. An integrated approach for mango production and quality management. *Acta Horticulturae*, 820: 239-243. (8th International Mango Symposium, 05-10 February 2006, Sun City, South Africa).
- [G11] **Normand* F.**, Michels T. 2007. Vegetative and reproductive development of strawberry guava in relation to carbohydrate status of the tree. *Acta Horticulturae*, 735: 223-229. (1st International Guava Symposium. 05-08 December 2005, Lucknow, India).
- [G12] **Normand* F.**, Léchaudel M. 2006. Toward a better interpretation and use of thermal time models. *Acta Horticulturae*, 707: 159-165. (7th International Symposium on Modelling in Fruit Research and Orchard Management. 20-24 June 2004, Copenhagen, Denmark).
- [G13] **Normand* F.**, Chadoeuf J., Habib R. 2003. Modeling asynchronous flowering. In: Hu Bao-Gang (ed), Jaeger Marc (ed), *Plant growth modeling and applications*.

Proceedings PMA03 : The First International symposium on plant growth modeling, simulation, visualization and their applications, Beijing, China, October 13-16, 2003. Pékin, Tsinghua University Press, p. 76-84. (International Symposium on Plant Growth Modeling, Simulation, Visualization and their Applications (PMA03), 13-16 October 2003, Beijing, China).

- [G14] **Normand* F.** 2002. The strawberry guava: A new fruit species for humid areas in Reunion Island. *Acta Horticulturae*, 575: 245-251. (International Symposium on Tropical and Subtropical Fruits, 26 November-01 December 2000, Cairns, Australia).
- [G15] **Normand* F.**, Habib R. 2002. Application of an existing flowering model to the strawberry guava. Analysis of discrepancies between the model and data. *Acta Horticulturae*, 584: 239-245. (6th International Symposium on Computer Modelling in Fruit Research and Orchard Management, 15-18 July 2001, Davis, USA).
- [G16] **Normand* F.** 1999. Les couvertures végétales vives en zones humides à l'île de la Réunion. In : Rasolo F., Raunet Michel (eds), *Gestion agrobiologique des sols et des systèmes de culture*. CIRAD, Montpellier, p.215-224. (Atelier International sur la gestion agrobiologique des sols et des systèmes de culture, 23-28 mars 1998, Antsirabe, Madagascar).
- [G17] Perret* S., **Normand F.** 1997. L'agriculture dans les Hauts de la Réunion : 1988-1997, difficultés, mutations et opportunités. In : 4^{ème} Congrès international de l'ARTAS, 2^{ème} Rencontre internationale en langue française : communications présentées au congrès 1997. Paris : AFCAS, p.215-218. (4^{ème} Congrès International de l'ARTAS, 12-18 octobre 1997, Saint-Denis, Réunion).
- [G18] Ollitrault* P., Fauré X., **Normand F.** 1994. Citrus rootstocks characterization with bark and leave isozymes; Application to screen zygotic and nucellar trees. In : Tribulato E., Gentile A., Reforgiato G. (eds), *Proceedings of the 7th International Citrus Congress. Taxonomy, breeding and varieties, rootstocks and propagation, plant physiology and ecology*. Riverside : ISC, p.338-341. (7th International Citrus Congress, 08-13 March 1992, Acireale, Italia).
- [G19] Chevallier* M.H., Lebrun P., **Normand F.** 1988. Approach to the genetic variability of germplasm using enzymatic markers. In : Jacob Jean-Louis, Prévôt Jean-Claude (eds), *Compte-rendu du colloque exploitation-physiologie et amélioration de l'hévéa : colloque international IRRDB Hevea 88 , 2 au 7 novembre 1988, Paris (France)*. Montpellier : CIRAD-IRCA, p.365-376. (Colloque International IRRDB Hevea 88, 02-07 November 1988, Paris, France).

II.9- Actes de symposium nationaux

- [H1] **Normand* F.**, Jannoyer M., Barantin P., Damour G., Dechazal M., Mialet-Serra I., Clément A., Verdeil J.L., Escoute J., Sonderegger N., Legros S., Lagier S., Jourdan C., Davrieux F. 2006. Nature, location and seasonal changes of non structural carbohydrates in mango. In *Carbon storage in coconut, oil palm, rubber and mango : origins, dynamics and consequences for plantation management*. – Proceedings of the final meeting of ATP Réserves n°11/2002. 08-09 November 2006, Montpellier : CIRAD, p.25-37.
- [H2] **Normand F.**, Vannière* H. 2002. Le goyavier-fraise (*Psidium cattleianum*), une nouvelle espèce fruitière de diversification dans les Hauts humides de la Réunion.

In : *Les espèces envahissantes, séminaire, 16 janvier 2002, CIRAD, Montpellier, France* : 28-29.

II.10- Communications à symposium internationaux, sans acte

- [I1] Dambreville* A., Fernique P., Pradal C., Lauri P-E., **Normand F.**, Guédon Y., Durand J-B. 2013. Deciphering mango tree asynchronisms using Markov tree and probabilistic graphical models. *7th International Conference on Functional - Structural Plant Models, FSPM 2013*, 9-14 June 2013, Saariselkä, Finland.
- [I2] **Normand* F.**, Danthu P., Léchaudel M., Michels T., Penot E., Razakaratriamo J., Jahiel M. 2012. Mise en oeuvre d'une approche intégrée pour améliorer la production de produits du giroflier à Madagascar. *QualiREG Food Symposium, 2^{èmes} journées scientifiques sur la qualité des produits agroalimentaires dans la région Sud-ouest de l'Océan Indien*, 14-15 novembre 2012, Saint-Gilles les Hauts, Ile de la Réunion.
- [I3] Amouroux* P., **Normand F.**, Nibouche S., Delatte H. 2012. Ecological plasticity and genetic diversity of the mango blossom gall midge, *Procontarinia mangiferae* (Felt), in Reunion Island. *XXIV International Congress of Entomology*, 19-25 August 2012, Daegu, South Korea.
- [I4] Dambreville* A., **Normand F.**, Guédon Y. and Lauri P-E. 2010. Intrinsic determinants of mango tree growth and reproduction. Consequences on functional-structural modeling. [poster]. In : DeJong Theodore M. (ed), Da Silva David (ed). *Proceedings of the 6th International Workshop on Functional-Structural Plant Models, FSPM 2010*, 12-17 September 2010, University of California, Davis, USA, p. 279
- [I5] **Normand* F.**, Lauri P-E. 2010. Non-destructive assessment of mango vegetative growth during a growing season. Application to four cultivars. *9th International Mango Symposium*, 6-13 April 2010, Sanya, China.
- [I6] **Normand* F.**, Pambo Bello A.K., Lauri P-E. 2007. Growth units dimorphism in mango. Consequences for structure-function modelling. [Poster]. In Prusinkiewicz P., Hanan J., Lane B. (Eds). *Proceedings: Abstracts of papers and posters of the 5th International Workshop on Functional-Structural Plant Models, FSPM 2007*, 4-9 November 2007, Napier, New Zealand, HortResearch, 2 p.
- [I7] Léchaudel* M., **Normand F.**, Génard M. 2006. Predicting harvest date and quality of mango (cv 'Cogshall') fruit according to environmental factors. *8th International Mango Symposium*, 05-10 February 2006, Sun City, South Africa, 8 p.
- [I8] Michels* T., **Normand F.** 2004. Fruit thinning improves fruit quality and lessen alternate bearing in strawberry guava (*Psidium Cattleianum*). *3rd International Symposium on Tropical and Subtropical Fruits*, 12-17 September 2004, Fortaleza, Brazil, 8 p.
- [I9] **Normand F.**, Michels* T. 2004. Nitrogen triggers floriferous flush in strawberry guava (*Psidium cattleianum*). [Poster]. *3rd International Symposium on Tropical and Subtropical Fruits*, 12-17 September 2004, Fortaleza, Brazil, 1 p.
- [I10] Lavigne* C., **Normand F.**, Vannière H. 2003. Evaluation of local litchi germplasm in Reunion Island. [Poster]. *2nd International Symposium on Lychee, Longan, Rambutan and Other Sapindaceae Plants*, 25-28 August 2003, Chiang Mai, Thailand.

II.11- Communications à symposium nationaux, sans acte

- [J1] **Normand* F.**, Michels T., Lechaudel M., Joas J., Vincenot D., Hoarau I., Desmulier X., Barc G. 2011. Approche intégrée de la filière mangue à La Réunion. *Journée de présentation des projets lauréats de l'appel à projet Innovation et Partenariat MAAPRAT-CASDAR 2006*, GIS Relance Agronomique, 29 novembre 2011, Paris, France
- [J2] **Normand* F.** 2011. La production fruitière intégrée ; concept et intérêts pour les productions fruitières tropicales. *Journées du réseau QualiREG 2011*, 11-13 avril 2011, Saint-Gilles les Hauts, Ile de la Réunion.
- [J3] Sauge M.H., **Normand* F.**, De Lapeyre L. 2010. Analyse et modélisation du système plante-fruit-bioagresseur sous l'influence du génotype, des facteurs environnementaux et des pratiques culturales. *Contribution à la réflexion sur les idéotypes fruitiers : aspects biotechniques et socio-économiques*. Atelier Agreenium sur les idéotypes fruitiers, 13-14 décembre 2010, CIRAD, Montpellier, France.
- [J4] **Normand* F.** 1995. L'expérimentation en milieu réel au service de la diversification en zone perhumide de moyenne altitude à la Réunion. Méthodologie utilisée, intérêts et contraintes. *Atelier sur les Méthodes Participatives de Recherche et de Développement dans l'Océan Indien*. CIRAD, 06-10 novembre 1995, Saint-Leu, Ile de la Réunion, France, 6 p.

II.12- Documents à vocation de transfert (profession, grand public)

- [K1] **Normand F.** 2012. Linking stakeholders, agronomy and quality for integrated mango production in Réunion Island. In: *CIRAD 2011*, CIRAD (ed), Montpellier, France, p. 26.
- [K2] **Normand F.**, Léchaudel M. 2010. Production et qualité du fruit chez le manguier. In : Clouvel P. et Wery J. (eds), *Agronomie, Plantes cultivées et systèmes de culture. Les Dossiers d'Agropolis International n°12*, p. 9.
- [K3] Vincenot D. (ed), **Normand F.** (ed) 2009. *Guide de production intégrée de mangues à La Réunion*. CIRAD et Chambre d'Agriculture de la Réunion, Saint-Pierre, Ile de la Réunion, 122 p.
- [K4] **Normand F.** 2009. Le manguier. In : Vincenot D. et Normand F. (eds), *Guide de production intégrée de mangues à La Réunion*, CIRAD et Chambre d'Agriculture de la Réunion, Saint-Pierre, 45-57.
- [K5] Amouroux P., **Normand F.**, Vincenot D. 2009. Le raisonnement de la conduite du verger. In : Vincenot D. et Normand F. (eds), *Guide de production intégrée de mangues à La Réunion*, CIRAD et Chambre d'Agriculture de la Réunion, Saint-Pierre, 75-104.
- [K6] **Normand F.** 2009. La production fruitière intégrée en milieu tropical. [Poster] Fête de la Science, 17-18 novembre 2009, CIRAD, Saint-Pierre, Réunion.
- [K7] **Normand F.** 2009. Les variétés de mangue. [Poster] Fête de la Science, 17-18 novembre 2009, CIRAD, Saint-Pierre, Réunion.
- [K8] Hébert A. (ed), De Bon H. (ed), Ganry J. (ed), Duval M.F. (ed), Horry J.P. (ed), Jannoyer M. (ed), Ollitrault P. (ed), Fovet-Rabot C., Bordat D., Brat P., Coppens

- D'Eeckenbrugge G., Côte F., Dhuique-Mayer C., Didier C., Ducamp-Collin M.N., Lavigne C., Le Bellec F., Lebot V., Lechaudel M., Loison C., Malézieux E., Martin T., Moustier P., **Normand F.**, Parrot L., Paulo-Rhino B., Ratnadass A., Rey J.Y., Reynes M., Ryckewaert P., Simon S., Self G., Soler A., Temple L., Vannière H., Vayssières J.F., Volper S., Vernier P., Fernandes P. 2009. *Fruits et légumes, la santé du monde*. CIRAD (Ed), Montpellier, 15 p.
- [K9] **Normand F.**, Léchaudel M. 2008. Améliorer la production et la qualité de la mangue : du fonctionnement de l'arbre aux itinéraires techniques innovants. In : *Fruits et légumes tropicaux*. CIRAD, Montpellier, France, 2 p.
- [K10] **Normand F.**, Michels T. 2008. Elargir les débouchés de la production fruitière : de nouvelles espèces de diversification. In : *Fruits et légumes tropicaux*. CIRAD, Montpellier, France, 2 p.
- [K11] **Normand F.**, Huet P. 2000. Fiche technique goyavier (2^{ème} version). CIRAD-FLHOR, Saint-Pierre, Ile de la Réunion, 14 p.
- [K12] **Normand F.**, Huet P. 2000. Fiche technique grenadilles. CIRAD-FLHOR, Saint-Pierre, Ile de la Réunion, 19 p.
- [K13] **Normand F.**, Huet P. 2000. Fiche technique palmistes (2^{ème} version). CIRAD-FLHOR, Saint-Pierre, Ile de la Réunion, 10 p.
- [K14] **Normand F.** 1997. Pour en savoir plus : les variétés de litchi, un casse-tête chinois. In : Le Bellec Fabrice, Renard Valérie (eds), *Le grand livre des fruits tropicaux*. Orphie, Paris, France, p.103.
- [K15] **Normand F.** 1997. Goyavier, palmiste : à l'Est, du nouveau. *LEADER Réunion*, 12-13.
- [K16] **Normand F.**, Huet P. 1997. Fiche technique goyavier. CIRAD-FLHOR, Saint-Pierre, Ile de la Réunion, 11 p.
- [K17] **Normand F.**, Huet P. 1997. Fiche technique palmistes. CIRAD-FLHOR, Saint-Pierre, Ile de la Réunion, 9 p.
- [K18] **Normand F.**, Hamasselbé A. 1991. Fiche technique agrumes. CIRAD-IRFA / IRA Garoua, Cameroun, 8 p.

II.13- Documents techniques et de recherche, rapports de projets

- [L1] **Normand F.**, Joas J., Léchaudel M., Michels T. 2010. Approche intégrée de la filière mangue à la Réunion. Vers une définition commune de modes de production et d'itinéraires post-récolte visant la maîtrise de la qualité sensorielle et nutritionnelle du fruit. Projet 6044, Ministère de l'Agriculture et de la Pêche. Compte rendu final du projet. CIRAD, UR HortSys, Saint-Pierre, 90 p + annexes.
- [L2] **Normand F.**, Joas J., Léchaudel M., Michels T. 2009. Approche intégrée de la filière mangue à La Réunion. Projet 6044, Ministère de l'Agriculture et de la Pêche. Compte rendu intermédiaire du projet, 2^{ème} année. CIRAD, UR HortSys, Saint-Pierre, 22 p + annexes.
- [L3] **Normand F.**, Joas J., Léchaudel M., Michels T. 2008. Approche intégrée de la filière mangue à La Réunion. Projet 6044, Ministère de l'Agriculture et de la Pêche. Compte

rendu intermédiaire du projet, 1^{ère} année. CIRAD, UR HortSys, Saint-Pierre, 30 p + annexes.

- [L4] Fusillier J.L., **Normand F.** 1999. Note méthodologique sur l'évaluation micro-économique de cultures pérennes. Application d'un modèle de simulation au cas d'une plantation de goyavier-fraise. CIRAD-TERA, Saint-Denis, Ile de la Réunion, 18 p.
- [L5] **Normand F.**, Marchal J., Vannière H., Payet I., Cabeu P. 1995. Etude de l'influence de la température de soufrage sur quelques paramètres au cours de la conservation du litchi. Compte rendu d'essai pour le compte du COLEACP. CIRAD-FLHOR, Saint-Pierre, Ile de la Réunion, 16 p + annexes.
- [L6] **Normand F.** 1991. Comportement du papayer en zone soudano sahélienne. CIRAD-IRFA / IRA Garoua, Cameroun, 18 p + annexes.
- [L7] **Normand F.** 1991. Zones favorables au développement des cultures fruitières au Nord-Cameroun. CIRAD-IRFA / IRA Garoua, Cameroun, 4 p.
- [L8] **Normand F.** 1990. Observations sur des attaques de coléoptères à Kismatari. CIRAD-IRFA / IRA Garoua, Cameroun, 6 p.
- [L9] **Normand F.** 1990. Dessèchements foliaires sur agrumes en saison sèche. CIRAD-IRFA / IRA Garoua, Cameroun, 3 p.

II.14- Rapports d'expertise

- [M1] **Normand F.** 1994. Programme d'appui aux exportations de litchis malgaches. Rapport de mission pour le compte du COLEACP/FED, du 26 novembre au 6 décembre 1994. CIRAD-FLHOR, Saint-Pierre, Ile de la réunion, 33 p + annexes.
- [M2] **Normand F.** 1990. Evaluation des possibilités et des moyens à mettre en œuvre pour l'installation d'une pépinière et d'un verger d'arbres fruitiers à Abéché, Tchad. Mission réalisée du 14 au 22 octobre 1990. CIRAD-IRFA, Garoua, Cameroun, 54 p.

II.15- Autres documents et présentations en interne CIRAD

18 présentations orales

34 documents écrits (rapports annuels de projets, chapitres de rapport annuel, ...)

III- Activités d'encadrement

III.1- Thèses

- [1] **2013-2016 – Jeanne Diatta.** Vers la maîtrise du rendement et de la qualité de la mangue au Sénégal : déterminants de la floraison, fructification, et impact de pratiques culturales et de facteurs environnementaux.
Ecole Doctorale : Sciences de la Vie, de la Santé et de l'Environnement (ED-SEV), Université Cheikh Anta Diop de Dakar (UCAD)
Directeur de thèse : Kandioura Noba (UCAD)
Mon rôle : co-directeur de thèse et encadrant principal. Accueil de Jeanne Diatta 4 à 5 mois chaque année à la Réunion, mission d'appui au Sénégal, encadrement à distance.

Valorisation scientifique : pas pour le moment
Situation actuelle : démarrage de la thèse

[2] **2010-2013 - Paul Amouroux.** Bio-écologie et dynamique des populations de la cécidomyie des fleurs (*Procontarinia mangiferae*), un ravageur inféodé au manguier (*Mangifera indica*), en vue de développer une protection intégrée.

Ecole Doctorale : Sciences Technologie Santé, Université de la Réunion

Directeur de thèse : Samuel Nibouche (CIRAD)

Mon rôle : co-encadrant principal avec Hélène Delatte (CIRAD), membre du comité de thèse, encadrement et suivi au quotidien

Valorisation scientifique : deux publications [A2;A6], deux soumises [A14;A18], deux communications [G2;I3]

Situation actuelle : thèse soutenue le 3 juillet 2013, en recherche de post-doc

[3] **2009-2012 - Anaëlle Dambreville.** Croissance et développement du manguier (*Mangifera indica* L.) *in natura* – Approche expérimentale et modélisation d'un facteur exogène, la température, et de facteurs endogènes architecturaux.

Ecole Doctorale : SIBAGHE, Université Montpellier 2

Directeur de thèse : Pierre-Eric Lauri (INRA)

Mon rôle : co-encadrant principal avec Yann Guédon (CIRAD), membre du comité de thèse, encadrement et suivi au quotidien à la Réunion

Valorisation scientifique : deux publications [A1;A3], deux soumises [A15;A16], trois communications [G4;I1;I4]

Situation actuelle : post-doc au LEPSE à Montpellier

[4] **2004-2008 - Gaëlle Damour.** Bases théoriques et approches expérimentales de la modélisation des effets de la contrainte hydrique sur les échanges gazeux foliaires du manguier et du litchi.

Ecole Doctorale : Ecole Doctorale Interdisciplinaire, Université de la Réunion.

Co-directeurs de thèse : Laurent Urban et Hervé Cochard (INRA).

Mon rôle : membre du comité de thèse, encadrement et appui au quotidien (mise en place des expérimentations, méthodologie, traitement des données, modélisation).

Valorisation scientifique : une publication [A8], plus d'autres sur lesquelles je ne suis pas co-auteur.

Situation actuelle : chercheur CDI au Cirad en Guadeloupe

[5] **1995-1999 - Jean-Christophe Paniandy.** Etude d'un fruit tropical: le goyavier-fraise (*Psidium cattleianum* Sabine). Caractérisation physico-chimique, biochimique, et conservation en frais en vue de sa valorisation.

Ecole Doctorale : Université de la Réunion.

Directeur de thèse : Jean-Claude Pieribattesti (Université de la Réunion)

Mon rôle : définition du sujet et suivi scientifique des travaux.

Valorisation scientifique : une publication [B5].

Situation actuelle : service environnement de la ville de Saint-Paul, La Réunion

III.2- Stages diplômants de fin d'étude (Master 2, DEA, DAA, DESS)

J'ai été maître de stage pour les étudiants cités ci-dessous : accueil dans mon équipe, encadrement du travail de stage, appuis méthodologique et rédactionnel. Chaque stage a donné lieu à la rédaction d'un mémoire. Les éventuels co-encadrants sont cités pour chaque stagiaire.

[1] **Alexandra Jestin, 2013.** Modélisation du développement et de la phénologie du manguier.

Stage de Master 2 Statistique, Informatique et Technique Numérique (6 mois) Université Claude Bernard, Lyon
Co-encadrant : Frédéric Boudon (CIRAD)

[2] **Joyce Razakaratrio, 2012.** Déterminants environnementaux et endogènes de l'élaboration du rendement du giroflier.
Stage de DEA Foresterie, Développement, Environnement (6 mois) Université d'Antananarivo, Madagascar.
Co-encadrant : Michel Jahiel (CIRAD)
Une communication [I2]

[3] **Sandrine Cotton, 2009.** Cartographie de la biomasse sèche structurale et des sucres de réserve du manguier, et leurs évolutions au cours du cycle phénologique.
Stage de Master Bio-ingénieur Sciences Agronomiques option Biotechnologies et Horticulture (6 mois), Faculté Universitaire des Sciences Agronomiques de Gembloux (Belgique).
Co-encadrant : André Lacointe (INRA)
Une publication en préparation [A17]

[4] **Abdoul Kowir Pambo Bello, 2006.** Étude et modélisation des facteurs affectant les processus élémentaires de ramification et de croissance végétative chez le manguier cv. Cogshall à la Réunion.
Stage de Master 2 Ingénierie Mathématiques (6 mois) Université Claude Bernard, Lyon.
Co-encadrant : Pierre-Eric Lauri (INRA)
Une publication [A7] et une communication [I7]

[5] **Armelle Renard, 2005.** Effet de la charge en fruits sur la croissance végétative au cycle suivant de sept variétés de manguier à la Réunion.
Stage de fin d'études Ingénieur (6 mois) Ecole Nationale d'Ingénieurs de l'Horticulture et du Paysage, Angers.
Co-encadrant : Pierre-Eric Lauri (INRA)

[6] **Sandrine Legros, 2005.** Répartition et dynamique des réserves carbonées dans les compartiments aériens du manguier entre le repos avant floraison et la fin de la récolte. Relations avec sa charge en fruits.
Stage de Master Elaboration et Amélioration de la Production Végétale (6 mois) Université Blaise Pascal et ENITA, Clermont Ferrand.
Co-encadrante : Anne Clément-Vidal (CIRAD)
Une communication [H1]

[7] **Clarisse Magne, 2004.** Effet de la charge en fruits sur la croissance végétative de plusieurs variétés de manguier à l'île de la Réunion.
Stage de DESS Elaboration et Amélioration de la Production Végétale (6 mois) Université Blaise Pascal et ENITA, Clermont Ferrand.
Co-encadrant : Pierre-Eric Lauri (INRA)
Une communication [G5]

[8] **Thierry Tayllamin, 2003.** Densité de ramification chez des cultivars de manguiers à l'île de la Réunion.
Stage de fin d'études d'Ingénieur (6 mois) ENITA, Clermont-Ferrand.
Co-encadrant : Pierre-Eric Lauri (INRA)

[9] **Magali Dechazal, 2002 .** Etude du système racinaire et estimation des réserves carbonées souterraines chez le manguier adulte à la Réunion.
Stage de fin d'études d'Ingénieur (6 mois) ISTOM, Cergy-Pontoise.
Une communication [H1]

- [10] **Grégory Decagny, 2000.** Caractérisation et amélioration des conditions de transformation de la coronille.
Stage de fin d'études d'Ingénieur, option Génie chimique (6 mois), Université Technique de Compiègne.
Co-encadrant : Antoine Collignan (CIRAD)
Une publication [B2]
- [11] **Nina Massoji, 1999.** Caractérisation et aptitude à la transformation de la coronille (*Psidium friedrichsthalianum*).
Stage de fin d'étude d'Ingénieur (6 mois) CNEARC-ESAT Montpellier.
Co-encadrant : Antoine Collignan (CIRAD)
Une publication [B2]
- [12] **Marie-Hélène Meaux, 1998.** Etude de quelques facteurs affectant l'élaboration du rendement du goyavier-fraise (*Psidium cattleianum* Sabine) à l'île de La Réunion.
Stage de DESS (6 mois), Université de Montpellier.
- [13] **Florence Lapierre, 1996.** Organisation de la production et de la mise en marché du goyavier-fraise (*Psidium cattleianum*) à la Réunion; Perspectives d'avenir.
Stage de fin d'étude d'Ingénieur (6 mois) CNEARC-ESAT Montpellier.
- [14] **Frédéric Galan, 1995.** Etude du système agraire de la commune de Saint-Benoit: évolutions historiques et actuelles, typologie, modélisations économiques.
Stage de fin d'étude d'Ingénieur (6 mois) INA Paris-Grignon.
- [15] **Jean-Christophe Paniandy, 1994.** Essais de conservation en frais du goyavier-fraise (*Psidium cattleianum* Sabine).
Stage de DESS (6 mois) Université de Corté.

III.3- Stages non diplômants (Master 1, césure, autres)

De part la localisation de la Réunion dans l'hémisphère Sud, la période reproductive des manguiers, de la floraison à la récolte, a lieu de juin à décembre, en dehors de la période classique des stages de fin d'étude (master 2, Ingénieur). Cette caractéristique m'a amené à prendre des stages de césure non diplômants, entre la seconde et la troisième année du cursus d'ingénieur, pour des sujets touchant à cette période reproductive importante pour mes travaux de recherche.

Bien que non diplômants, ces stages ont donné lieu à la rédaction d'un mémoire, parfois obligatoire (ex Master 1 ou stage obligatoire de 2^{ème} année Agro ParisTech).

- [1] **Lucie Carissimo, 2013.** Construction d'un modèle de bilan hydrique pour un verger de manguiers et application à l'étude du comportement du manguiers en conduite agro-écologique.
Stage de césure (6 mois), Agro ParisTech.
- [2] **Eléonore Bricca, 2012.** Dynamique des populations de cécidomyie des fleurs dans les vergers de manguiers : Etude de la dispersion intra-parcellaire et des dynamiques inter-parcellaires.
Stage de césure (6 mois) Montpellier SupAgro
Co-encadrant : Paul Amouroux
Une publication soumise [A14]

- [3] **Tristan Goraguer, 2012.** Effet de la taille du manguier sur la morphologie des unités de croissance et sur la dynamique de floraison.
Stage de fin de 1^{ère} année (2 mois) INSA Rennes
- [4] **Claire Bourgart, 2011.** Dynamique des populations de cécidomyie des fleurs dans les vergers de manguier : Etude de la dispersion intra-parcellaire et des dynamiques inter-parcellaires.
Stage de césure (6 mois) Agro ParisTech
Co-encadrant : Paul Amouroux
- [5] **Lucille Lefebvre du Prey, 2008.** Influence de manipulations de la floraison et de la croissance végétative sur la floraison et la fructification de deux variétés de manguiers à la Réunion.
Stage de césure (6 mois), Agro ParisTech.
Co-encadrant : Pierre-Eric Lauri (INRA)
- [6] **Marc Belon, 2007.** Etudes préliminaires à une gestion agro-écologique de la production de mangues à La Réunion.
Stage de Master 1 Sciences et Technologie mention Systèmes Ecologiques (2 mois) Université de Bordeaux.
- [7] **Liliane Fabry, 2007.** Influence de manipulations de la floraison et de la croissance végétative sur la floraison et la fructification de deux variétés de manguiers.
Stage de césure (6 mois), Agro ParisTech.
Co-encadrant : Pierre-Eric Lauri (INRA)
- [8] **Soizick Josse, 2006.** Effet des caractéristiques des unités de croissance sur leur floraison chez le manguier.
Stage de césure (6 mois), INA Paris-Grignon.
Co-encadrant : Pierre-Eric Lauri (INRA)
- [9] **Gaëlle Damour, 2002.** Le manguier (*Mangifera indica*) 'Lirfa' à la Réunion. Etude de la matière sèche de l'arbre et des réserves carbonées du système racinaire : teneurs et répartition.
Stage de césure (6 mois), INA, Paris-Grignon.
Deux communications (G6, H1)
- [10] **Emmanuelle Bridier, 1999.** Etude du marché et de la filière du palmiste à la Réunion. Perspectives de développement.
Stage de 1^{ère} année (6 mois) CNEARC-ESAT Montpellier.
- [11] **Laurent Virapoullé, 1996.** Phénologie du goyavier-fraise dans les conditions réunionnaises.
Stage de 2^{nde} année (2 mois) INA Paris-Grignon.
- [12] **Frédérique Fottorino, 1996.** Etude des pratiques des planteurs de palmistes des communes de Saint-Benoît, Sainte-Rose et Saint-Philippe, La Réunion.
Stage de 1^{ère} année (6 mois) CNEARC-ESAT Montpellier.

III.4- Volontaires Civils à l'Aide Technique (VCAT) et Volontaires du Service Civique (VSC)

Les VCAT, système remplacé en 2011 par les VSC, sont de jeunes diplômés, niveau Bac+5 pour ceux que nous avons recrutés, qui ont l'occasion de se faire une première expérience de la vie active. Les contrats proposés sont de 12 à 24 mois et sont financés sur des projets.

[1] **2011-2013 – Camille Delpoux.** Etude des pratiques d'irrigation des producteurs de mangue à la Réunion, analyse du déséquilibre des relations entre la cochenille des Seychelles et son prédateur la coccinelle *Rodolia chermesina*, suivi des populations et des dégâts des mouches des fruits en vergers de manguier.

Co-encadrement : Serge Quilici (CIRAD) pour la partie entomologie.

Une publication [C1]

[2] **2011-2013 – Christelle Hardy.** Appui en biostatistiques à l'équipe de recherche de la station de Bassin-Plat.

[3] **2009-2011 – Aurore Benneveau.** Appui en biostatistiques à l'équipe de recherche de la station de Bassin-Plat.

[4] **2008-2009 – Thibaut Saubusse.** Appui en biostatistiques à l'équipe de recherche de la station de Bassin-Plat.

[5] **2007-2009 – Paul Amouroux.** Suivi des populations et des dégâts de bio-agresseurs du manguier à la Réunion.

Une communication [G3], un chapitre d'ouvrage [K5]

[6] **2006-2008 – Claire Bissery.** Appui en biostatistiques à l'équipe de recherche de la station de Bassin-Plat.

Une publication [A8]

Revue	Année	Impact factor	Auteurs	Contexte
<i>Journal of Experimental Botany</i>	2013	5.242	<u>Dambreville A.</u> , Lauri P-E., Trottier C., Guédon Y., Normand F. [A1]	Co-encadrement doctorat
<i>Biological Invasions</i>	2013	2.509	<u>Amouroux P.</u> , Normand F., Nibouche S., Delatte H. [A2]	Co-encadrement doctorat
<i>Functional Plant Biology</i>	2013	2.471	<u>Dambreville A.</u> , Normand F., Lauri P-E. [A3]	Co-encadrement doctorat
<i>Molecular Ecology Ressources</i>	2012	7.432	<u>Amouroux P.</u> , Normand F., Nibouche S. and Delatte H. [A6]	Co-encadrement doctorat
<i>Annals of Botany</i>	2009	3.501	Normand F., <u>Pambo Bello A.K.</u> , Trottier C., Lauri P.E. [A7]	Co-encadrement master 2
<i>New Phytologist</i>	2008	5.178	Normand F., Bissery C., <u>Damour G.</u> , Lauri P.E. [A8]	Appui technique, comité de thèse.

Tableau 1. Synthèse des publications avec facteur d'impact réalisées avec des étudiants. Leur nom est souligné parmi les auteurs et la référence entre crochets est celle de la liste des publications. Le facteur d'impact est celui de l'année de publication. Pour les publications de 2013, le dernier facteur d'impact disponible (2012) est présenté. Source : JCR.

IV- Activités de formation

Mes activités de formation dans l'enseignement supérieur sont synthétisées dans le tableau suivant. Etant localisé à la Réunion où l'université ne dispense pas de formation en agronomie ou dans les champs de la biologie des plantes qui me concernent, mon activité de formation a été relativement réduite.

J'interviens depuis 2009 dans le master Hortimet (Montpellier SupAgro, AgroCampus Ouest) dont un module est géré par mon unité de recherche HortSys. Mon intervention dans ce master sera intégrée dans un module d'enseignement numérique sur la conception de systèmes horticoles écologiquement innovants de l'Université Virtuelle Environnement & Développement Durable (UVED).

Année	Lieu et niveau	Thème intervention (volume horaire)
Depuis 2009	SupAgro Montpellier Master 2 Hortimet	Le concept de production fruitière intégrée : le cas de la mangue à La Réunion (3h)
2008 & 2009	Université de la Réunion Master 2 Génie Urbain et Environnement	Généralités sur les productions fruitières (1 h)
2008	IUT Saint-Pierre Licence professionnelle Qualité Hygiène Sécurité Environnement, Filières Agro-alimentaires et Biologiques	Agronomie et qualité - Comment le mode de culture des plantes affecte la qualité des productions ? (4 h)

Tableau 2. Synthèse des activités d'enseignement.

A ces interventions en enseignement supérieur se rajoutent deux interventions dans des Ecoles Chercheurs :

2013 – Ecole Chercheur Ecohort « Approches biologiques et socio-économiques pour la conception de systèmes horticoles écologiquement innovants et économiquement performants », 11-14 mars 2013, Sète, France.

Lauri* P-E., **Normand F.** Des processus biologiques et écologiques à intensifier en agronomie. Actions *via* la plante : Interactions entre l'architecture de la plante et le développement du bio-agresseur.

2001 – Ecole Chercheur « Evaluation et conception de systèmes de cultures », 19-23 novembre 2001, Saint Germain au Mont d'Or, France.

Normand F. - La conduite du goyavier-fraise à la Réunion.

PARTIE II

Mémoire de travaux de recherche

I- Introduction

I.1- Parcours professionnel au CIRAD

L'objectif de cette introduction est de détailler mon parcours professionnel un peu plus que dans mon curriculum vitae (cf partie I) et d'y rattacher certaines de mes publications¹, afin de montrer l'évolution des métiers par lesquels je suis passé et de mes responsabilités scientifiques et d'encadrement.

Ma formation d'ingénieur agronome, spécialisé en arboriculture méditerranéenne, s'est déroulée à l'Ecole Nationale Supérieure Agronomique de Montpellier. Après un stage d'ingénieur effectué au CIRAD à Montpellier et à l'INRA en Corse en 1987 sur l'utilisation des isozymes pour étudier la diversité génétique des genres *Citrus* et *Poncirus* [B12;B13;F2;G18], puis une embauche temporaire à l'IRCA-CIRAD pour travailler sur la variabilité génétique de l'hévéa [G19], j'ai été embauché comme Volontaire à l'Aide Technique (VAT) par l'IRFA-CIRAD à la Réunion. Affecté au programme de recherche sur litchi, j'ai principalement travaillé sur la gestion des ressources génétiques de cette espèce sur la station de Bassin-Plat [B8;I10], et sur l'amélioration des techniques de conservation en frais du fruit après récolte [B6;L5].

J'ai été embauché en CDI à l'IRFA-CIRAD le 1^{er} janvier 1990, avec une affectation jusqu'à fin 1991 à l'Institut de Recherches Agronomiques du Cameroun comme responsable de la station de recherches fruitières de Kismatari à Garoua. Parallèlement à la gestion de la station, de la pépinière et de l'équipe technique, j'ai développé un programme de sélection de variétés d'agrumes [B9;B10] et de manguiers adaptées à la zone soudano-sahélienne, et j'ai travaillé sur leurs ravageurs [B11].

De 1992 à 2002, j'ai été affecté à La Réunion comme responsable du projet de diversification fruitière dans les Hauts humides de l'Est de l'île. Ce projet, financé par la Région Réunion et l'Europe, avait pour objectif de proposer aux agriculteurs des cultures fruitières de diversification adaptées à la zone perhumide de moyenne montagne sur la côte au vent. Ce projet était entièrement réalisé en milieu réel, chez les agriculteurs. J'ai travaillé sur trois espèces ou groupes d'espèces qui existaient déjà sur l'île : le goyavier-fraise *Psidium cattleianum*, les palmistes *Acanthophoenix crinita*, *A. rubra* et *Dictyosperma album* et les fruits de la passion *Passiflora* sp. J'ai également introduit quelques espèces d'intérêt dont le pejbaye *Bactris gasipaes* (Joas *et al.*, 2010) et la coronille *Psidium friedrichsthalianum* [B2] qui ont depuis fait leur place dans l'agriculture réunionnaise. Ce projet a donné lieu à des résultats méthodologiques [J4;L4], techniques [B4;G17;K11;K12;K13;K16;K17] et scientifiques [B3;B7;G16]. Dans le cadre de ce projet, j'ai initié puis suivi la thèse de Jean-Christophe Paniandy sur la caractérisation physico-chimique et biochimique et sur la conservation en frais du goyavier-fraise en vue de sa valorisation [B5]. J'ai réalisé ma thèse sur la fin de ce projet, encadré par Robert Habib de l'INRA, sur l'étude et la modélisation de la floraison, de la fécondation et de la croissance du fruit du goyavier-fraise [F1]. Je l'ai soutenue en juillet 2002.

Depuis août 2002, je suis affecté sur la station de Bassin-Plat à La Réunion au sein d'une équipe interdisciplinaire travaillant sur la production fruitière intégrée. Je m'intéresse plus spécifiquement à l'élaboration du rendement du manguiers, en particulier aux facteurs déterminant l'alternance de production et les asynchronismes phénologiques. Ma thématique initiale était le déterminisme de la floraison du manguiers à travers le rôle des sucres de réserve [A17;G6;G7;H1]. En développant des partenariats scientifiques au CIRAD, à l'INRA, à l'INRIA et à l'Université (Montpellier 2, Lyon 1), j'ai élargi le champ d'investigation vers

¹ Dans l'ensemble de ce mémoire, mes propres publications sont citées entre crochets par leur référence dans ma liste de publications.

l'effet de facteurs architecturaux sur la floraison du manguier [A1;A7;I4;I6]. Les résultats obtenus m'ont amené à faire évoluer ma thématique vers l'étude plus large de la phénologie du manguier et de ses déterminants [A1;A3;A16;I1]. La phénologie me permet d'aborder également les interactions entre le manguier et ses ravageurs puisqu'ils sont généralement inféodés à certaines phases de croissance/développement de la plante. Par ailleurs, j'ai collaboré avec des collègues de la station à des études sur la photosynthèse [A10;G9] et sur la croissance et la maturité de la mangue [A9;E1;I7]. Durant cette période, j'ai encadré des étudiants en doctorat (3) et en master (9), ainsi que des étudiants en stage non diplômant (8 : césure, master 1). J'ai monté des projets, ou collaboré au montage de projets, en réponse à différents appels (CASDAR, FEADER, UE FSTP, Agropolis Fondation). J'ai ainsi coordonné de 2007 à 2009 un projet partenarial de recherche-développement sur l'approche intégrée de la filière mangue à La Réunion [B1;J1] obtenu sur fonds concurrentiels du Ministère de l'Agriculture et de la Pêche (CASDAR).

Depuis janvier 2010, je suis de plus responsable du programme PIMAN (Production Intégrée de Mangues, ANanas et autres fruits tropicaux), l'un des 12 programmes de recherche qui structurent les activités scientifiques du CIRAD à La Réunion. Ce programme interdisciplinaire regroupe 7 chercheurs appartenant à 4 unités de recherche du CIRAD. Je suis également correspondant de l'unité HortSys à La Réunion (4 chercheurs et 11 techniciens et collaborateurs). Enfin, je co-anime depuis 2012 la construction de l'un des quatre Dispositifs de Recherche et d'Enseignement en Partenariat (DP) que le CIRAD met en place à la Réunion. Il a pour thématique la co-construction de systèmes agro-alimentaires de qualité.

De cette présentation détaillée de ma carrière au CIRAD, je retiens deux caractéristiques. D'une part, elle s'est entièrement déroulée outre-mer, avec des affectations au Cameroun (2 ans) et à la Réunion (21 ans). D'autre part, elle présente une évolution marquée, du métier d'ingénieur d'expérimentation au métier de chercheur. Deux parties de durées sensiblement égales peuvent être identifiées :

- Les dix premières années de ma carrière, de 1990 à 2000, ont été marquées par des activités d'expérimentation très orientées vers l'appui au développement. Cela résulte des attentes explicites des bailleurs des projets à vocation très appliquée sur lesquels je travaillais, et d'affectations résultant plus d'opportunités de financement que d'une véritable gestion de carrière scientifique. Cela s'est traduit par des partenariats plus tournés vers le développement que vers le scientifique, et des publications techniques ou dans la revue *Fruits* à comité de lecture mais sans facteur d'impact à cette époque.
- Depuis une douzaine d'années et la réalisation de ma thèse soutenue en 2002, mes activités ont pris une orientation plus scientifique, appuyée par la volonté du CIRAD de développer son potentiel et sa reconnaissance scientifique. Cela s'est traduit par le développement de partenariats scientifiques nationaux, notamment avec l'INRA (Montpellier, Avignon, Clermont-Ferrand), par la publication dans des revues à facteur d'impact à partir de 2001 et des communications orales dans plusieurs symposiums internationaux, par l'encadrement d'étudiants en master et en doctorat. Plus récemment, mon activité de recherche s'est complétée d'une petite activité d'enseignement et une plus prenante activité de gestion de la recherche à l'échelle du CIRAD Réunion. Ma stabilité d'affectation m'a permis de développer ma thématique de recherche, passant du déterminisme de la floraison du manguier par des facteurs carbonés à l'étude actuelle de l'élaboration du rendement, de la phénologie et des interactions avec les bio-agresseurs. Les travaux que je vais présenter dans cette partie sont issus de cette seconde période de ma carrière.

I.2- Contexte et questions de recherche

Produire plus et mieux est devenu un enjeu majeur de l'agriculture pour répondre aux enjeux démographiques et écologiques actuels, en particulier dans les pays du Sud (FAO, 2011). Produire plus passe par une augmentation de la production par unité de surface, les surfaces agricoles étant contraintes et peu extensibles, et les productions alimentaires devenant concurrencées par des productions à valorisation non-alimentaire. Produire mieux concerne l'amélioration de la qualité intrinsèque des produits agricoles, mais également l'amélioration des modes de production, avec une réduction des impacts environnementaux liés à la production. Le concept de Production Intégrée apporte un cadre répondant à ces deux enjeux. Elle est définie comme *'un système agricole de production d'aliments et autres produits de haute qualité, système qui utilise des ressources et des mécanismes de régulation naturels pour remplacer des apports dommageables à l'environnement et qui assure à long terme une agriculture viable'* (El Titi et al., 1993).

Parmi les productions agricoles, les cultures fruitières sont devenues majeures de par leurs qualités nutritionnelles (WHO, 2003 ; FAO et al., 2012) et leur importance économique, que ce soit dans les pays du Nord ou du Sud. La déclinaison du concept précédent aux productions fruitières est la Production Fruitière Intégrée, ou PFI, qui repose sur trois piliers : la production de fruits de qualité, la réduction des impacts environnementaux, et la viabilité économique des modes de conduite répondant aux deux premières exigences. Le rendement est un élément-clé de cette viabilité, et un indicateur de la nécessité de produire plus évoquée ci-dessus. Le concept de production fruitière intégrée amène à une remise en cause profonde de la production fruitière, entre autres car les opérations techniques et leur combinaison en mode de conduite doivent être raisonnées en fonction des trois objectifs poursuivis, et non plus en fonction d'un ou deux d'entre eux. Les opérations techniques ne doivent plus être juxtaposées, mais plutôt articulées pour former un ensemble cohérent par rapport à ces objectifs (Hilderbrand, 1990). Cela remplace l'arbre fruitier, son fonctionnement et ses interactions avec son environnement au cœur du système afin, comme le souligne Bonny (1997), de comprendre pour s'intégrer à la nature et non plus pour la dominer. Le concept de production fruitière intégrée s'est développé depuis une cinquantaine d'années en Europe et Amérique du Nord sur les fruitiers tempérés. Son adaptation au contexte tropical est très récente et beaucoup de travail est à faire, en particulier à cause du manque de connaissances scientifiques sur les espèces fruitières tropicales.

Mon activité de recherche s'intègre complètement dans ce cadre de la production fruitière intégrée. **Mon objet de recherche est l'arbre fruitier tropical et son fonctionnement**, principalement en lien avec **l'élaboration du rendement**, mais aussi avec **l'élaboration de la qualité des fruits, et les interactions avec les bio-agresseurs**. La prise en compte de ces trois objectifs implique des questions de recherche nouvelles et originales. L'idée générale est que ces trois objectifs font appel à des processus (ex photosynthèse, conductivité hydraulique), et sont affectés par des facteurs biotiques et/ou abiotiques, qui peuvent être similaires. Il existe donc des interactions entre ces objectifs, et des compromis doivent parfois être recherchés. Un exemple classique est la relation négative entre le rendement d'un arbre en biomasse de fruits et la qualité de ces fruits, conduisant à la recherche d'un compromis entre charge en fruits et qualité [G11]. Il s'agit donc de mieux comprendre les principaux processus sous-jacents à l'élaboration du rendement et de la qualité des fruits et aux interactions entre l'arbre et les bio-agresseurs, et d'identifier les facteurs qui les affectent. D'un point de vue scientifique, les retombées attendues sont une avancée des connaissances sur les arbres fruitiers tropicaux, et l'identification d'interactions entre les trois objectifs visés. D'un point de vue appliqué, ces travaux permettent d'identifier des leviers techniques pour proposer des modes de conduite répondant aux objectifs de la production fruitière intégrée.

Ce champ de recherche est très vaste et fait appel à différentes disciplines. **J'ai concentré la majeure partie de mes travaux sur la floraison**, étape centrale, incontournable, de l'élaboration du rendement, et étape initiale de l'élaboration de la qualité des fruits. La floraison est de plus un stade phénologique qui a des relations fortes avec l'entomofaune, que ce soient les pollinisateurs ou les ravageurs. Je me suis intéressé à **deux problèmes agronomiques qui affectent directement les objectifs de la production fruitière intégrée : l'alternance de production et les asynchronismes phénologiques**.

L'alternance interannuelle de production est le fait qu'une année de forte production sur des arbres fruitiers est suivie d'une année de production faible ou nulle (Figure 1). Ce pattern de production peut être plus irrégulier avec, par exemple, une année de forte production suivie de deux années de faible production. L'alternance de production se retrouve chez les fruitiers tempérés et tropicaux, mais varie selon l'espèce (Monselise et Goldschmidt, 1982). Il est important de distinguer les facteurs qui déclenchent l'alternance de production, qui peuvent être climatiques, culturels, ou endogènes (propres à l'arbre), et ceux qui l'entretiennent et qui sont endogènes ou culturels (Goldschmidt, 2005). Au sein d'une même espèce, l'alternance de production a une composante génétique marquée. Bien souvent, l'alternance de production est liée à une alternance de floraison, ce qui ramène ce problème agronomique majeur à la question des déterminants de la floraison.

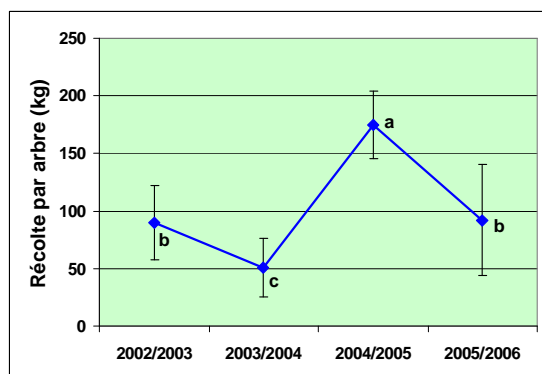


Figure 1. Evolution de la production moyenne par arbre dans un verger de la variété Cogshall âgé de 13 à 16 ans. Les barres verticales représentent \pm l'écart-type. Les moyennes suivies de lettres différentes sont significativement différentes.

Les asynchronismes phénologiques traduisent le fait que la présence d'un stade phénologique n'est pas synchrone au sein d'un arbre, et/ou entre les arbres d'un même verger (Figure 2, photos 1 et 2). Les asynchronismes semblent plus marqués sur les espèces tropicales du fait de conditions favorables à la croissance tout au long de l'année. A l'opposé, le repos végétatif hivernal en climat tempéré et la levée de l'écodormance² par des conditions climatiques favorables à la croissance synchronisent la croissance végétative et/ou la floraison à l'échelle de l'arbre et du verger. Les problèmes agronomiques posés par ces asynchronismes marqués sont de deux ordres. D'une part, ils entraînent une présence prolongée de stades sensibles aux bio-agresseurs dans le verger, nécessitant une protection, notamment chimique, longue du verger (exemple des 5 mois de floraison sur un verger de manguiers (Figure 2) alors que la floraison est un stade très sensible aux bio-agresseurs [G3]). D'autre part, si le stade de maturité des fruits est asynchrone, la récolte est longue dans un verger, demandant de nombreux passages pour être réalisée, et les fruits présentent une hétérogénéité de maturité et de qualité à chaque récolte. Les asynchronismes entre les arbres d'un même cultivar au sein d'un verger, et plus encore au sein d'un même arbre, suggèrent qu'ils sont avant tout liés à des déterminants endogènes à l'arbre. Si l'écologie s'est intéressée aux asynchronismes de floraison entre individus d'une population, en lien avec différents facteurs environnementaux (voir chapitre III de cette partie), la littérature sur l'étude de ces asynchronismes phénologiques en horticulture est très pauvre.

² L'écodormance, ou quiescence, est l'état de dormance d'un bourgeon imposé par des facteurs environnementaux défavorables (basses températures ou sécheresse principalement).

Figure 2. *Dynamique de floraison (nombre de bourgeons floraux déboussant chaque semaine) dans un verger de manguiers, cultivar José.*

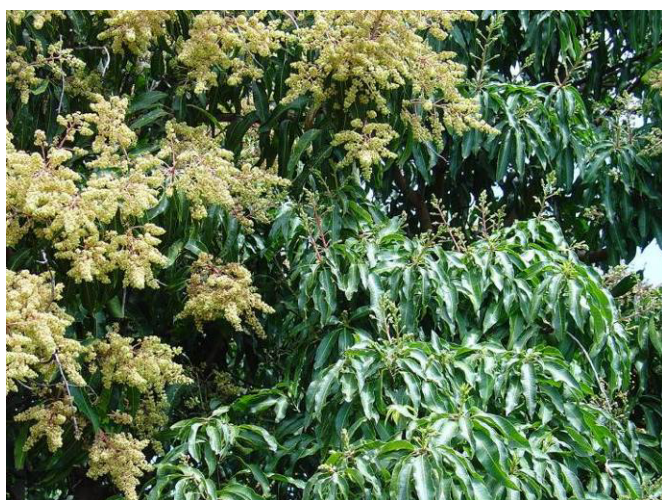
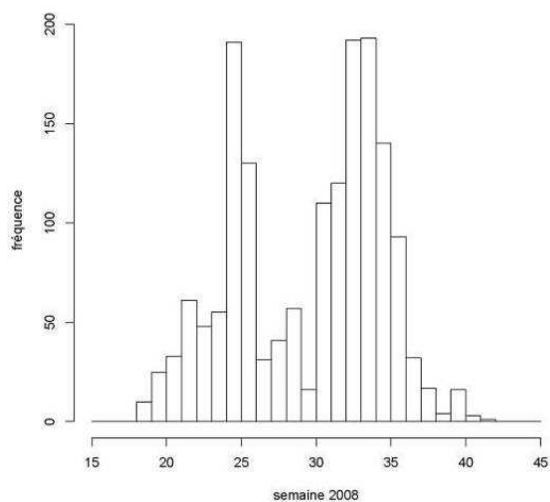


Photo 1. *Asynchronisme de floraison au sein d'un manguiers, cultivar Cogshall. Dans une même canopée se trouvent des inflorescences en pleine floraison et des inflorescences en élongation. Deux à trois semaines séparent ces deux stades phénologiques.*



Photo 2. *Asynchronismes végétatifs au sein d'un manguiers (à gauche, cultivar Kensington Pride) et entre manguiers (à droite, cultivar Cogshall). Les couleurs de feuille différentes indiquent des stades de développement différents.*

Ces problèmes agronomiques soulèvent **des questions de recherche particulières et originales** :

- quels sont les déterminants, notamment endogènes, de la floraison chez les arbres fruitiers tropicaux ?
- comment représenter, simuler, une floraison asynchrone au sein d'un arbre et plus largement d'un verger ?
- quelle échelle de temps choisir pour étudier et représenter une floraison ?

Ils posent aussi des **problèmes d'échelle d'étude et de représentation**, et donc de changement d'échelle. **Deux dimensions doivent être considérées** :

- d'une part **une dimension spatiale** : à quel niveau étudier les déterminants de la floraison ? Les asynchronismes de floraison intra-arbre suggèrent une échelle intra-arbre. Comment caractériser ce niveau d'étude au sein d'un arbre ? Comment passer d'une échelle inférieure à la canopée à l'échelle du verger ?
- d'autre part, et c'est plus original mais aussi plus lourd en termes expérimentaux, **une dimension temporelle** à appréhender à deux échelles : au sein du cycle de production (synchronismes ou asynchronismes phénologiques) et entre cycles de production (synchronismes ou asynchronismes et alternance).

Je vais présenter dans ce mémoire certains de mes travaux relatifs à ces questions de recherche. Leur présentation n'est pas chronologique, mais plutôt thématique, cherchant à montrer comment ont évolué mes questionnements scientifiques. Dans un premier temps, une réflexion est présentée sur les modèles thermiques, qui rendent compte de l'effet de la température dans la dimension temporelle du développement des plantes. Puis un modèle de floraison asynchrone, utilisant une échelle de temps thermique, est présenté. Les travaux sur les déterminants de la floraison sont ensuite exposés, avec une approche carbonée et une approche architecturale. Un quatrième chapitre, plus méthodologique, traite de l'allométrie, méthode que j'ai été amené à utiliser dans mes travaux et pour laquelle j'ai abordé certains points méthodologiques peu discutés dans la littérature. Enfin, le lien entre la phénologie et les bio-agresseurs sera évoqué. Les deux espèces sur lesquelles j'ai travaillé, le goyavier-fraise et le manguiier, sont présentées succinctement dans les encadrés 1 et 2.

Encadré 1- Le goyavier-fraise

Le goyavier-fraise [B7;D1], *Psidium cattleianum* (Myrtaceae), est une espèce pérenne arbustive originaire du Brésil (Photo 3) proche du goyavier *Psidium guajava*. Très rustique, cette espèce tropicale s'accommode d'une large gamme de températures moyennes et de nombreux types de sol. Elle a cependant besoin d'une pluviométrie élevée. Elle n'est pas cultivée et est considérée comme une peste végétale [D1] (Huenneke et Vitousek, 1990; MacDonald *et al.*, 1991), notamment en milieu insulaire. Le goyavier-fraise s'est naturalisé dans de nombreuses écologies humides de l'île de la Réunion. Sa floraison apparaît sur et en même temps que les pousses de l'année, sous forme de fleurs simples à l'aisselle des feuilles [A13] (Photo 4). Les fruits sont petits et sphériques (2.5 cm de diamètre), à épiderme de couleur rouge (jaune pour la sous-espèce *lucidum* qui n'a pas été considérée dans mes travaux) (Photo 5). Ce fruit est très apprécié de la population réunionnaise. Récolté en milieu naturel, il alimente une filière agro-alimentaire qui exploite son parfum et sa couleur dans de nombreuses préparations.

Cette espèce a été retenue comme candidate pour la diversification fruitière dans les Hauts de l'Est de l'île où elle est très bien adaptée [B7;B4;G14;J4]. Se reproduisant fidèlement par semis (Fouqué, 1972) et fortement polyploïde (Atchinson, 1947 ; Hirano et Nakasone, 1969), on a fait l'hypothèse que le gain en rendement et qualité des fruits potentiellement apporté par une conduite agronomique adaptée était supérieur au gain qui serait apporté par un travail de sélection génétique. Mes travaux ont porté sur l'élaboration du rendement et de la qualité en lien avec les pratiques agronomiques : description du cycle phénologique [A13], identification de facteurs affectant la floraison, la nouaison, la croissance et la qualité des fruits [F1], interactions entre le goyavier-fraise et ses principaux ravageurs, les mouches des fruits [B3].



Photo 3. Port arbustif du goyavier-fraise, ici en pleine période de récolte.



Photo 4. Deux unités de croissance florifère portant en position axillaire des bourgeons floraux, des fleurs ouvertes et des fleurs au stade 'chute des pétales'.



Photo 5. Fruits mûrs de goyavier-fraise. Des fruits immatures, verts, sont visibles à l'arrière-plan, dénotant un asynchronisme phénologique, ici sur la maturité des fruits.

Encadré 2 - Le manguier

Le manguier, *Mangifera indica* (Anacardiaceae), est une espèce arborée pérenne originaire de la zone indo-birmane cultivée depuis plus de 4000 ans (de Candolle, 1884). Il est présent dans toute la ceinture intertropicale où il représente une source nutritionnelle et économique importante pour les populations (Photo 6). Il est la cinquième production fruitière mondiale, avec 38.7 MT produites en 2010 (Gerbaud, 2012). Le climat favorable à la culture du manguier est celui de la zone tropicale semi-aride non gélive présentant une alternance très nette de période sèche et de période humide. Plus de mille variétés auraient été sélectionnées dans le monde, mais seulement une quinzaine constitue la majeure partie de la production et du commerce international. Sa croissance végétative est rythmique et se traduit par l'apparition d'unités de croissance, qui est la portion de tige feuillée qui se développe pendant une période de croissance ininterrompue (Hallé et Martin, 1968). La floraison apparaît sous forme d'inflorescences pyramidales sur les unités de croissance terminales (Photo 7). A la Réunion, le manguier est la quatrième production fruitière avec en moyenne 3000 T produites annuellement, principalement destinées au marché local (Photo 8).

Le manguier est caractérisé par une alternance de production marquée, qui varie selon les variétés (Monselise et Goldschmidt, 1982). La physiologie de la floraison constitue un thème de recherche récurrent depuis plusieurs décennies, avec des approches principalement carbonées, hormonales, et sur l'interaction avec le climat (Davenport, 2009). Mes recherches portent sur les déterminants carbonés et architecturaux de la floraison, et plus largement de la phénologie du manguier.



Photo 6. Manguier en verger, cultivar Cogshall, en début de récolte.



Photo 7. Inflorescence apicale de manguier, cultivar Cogshall.



Photo 8. Fruits du cultivar José, mangue d'origine réunionnaise qui représente plus de la moitié de la production de l'île.

II- Intégrer la température dans le temps : la notion de temps thermique

La prise en compte de la dimension temporelle dans mes travaux pose la question des unités pour exprimer le temps. L'échelle de temps la plus spontanée est calendaire, avec des unités exprimées en heures, jours, mois ou années. Cependant cette mesure du temps n'intègre pas les facteurs environnementaux qui peuvent affecter les phénomènes observés. En particulier, la vitesse de développement dépend de la température, selon une courbe semblable à celle de l'action de la température sur l'activité enzymatique (Figure 3 ; Durand, 1969 ; Tardieu, 2013). Travaillant sur des espèces tropicales dans un contexte tropical, je ne considère pas ici les basses températures responsables de différents niveaux de dormance, qui sont spécifiques aux contextes tempérés.

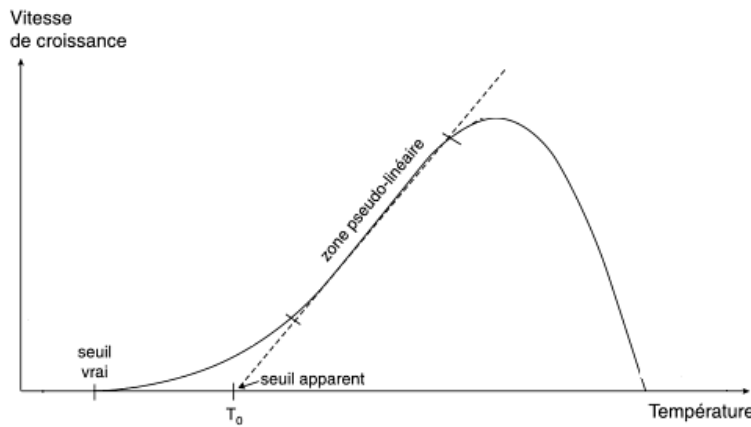


Figure 3. Variation de la vitesse de croissance d'un végétal avec la température (adapté de de Parcevaux et Hubert, 2007).

La notion de temps thermique, ou de modèle thermique, correspond à l'intégration de la température dans les échelles de temps. Cette intégration est basée sur l'hypothèse d'une relation linéaire, au moins dans une certaine gamme de températures (Figure 3), entre la vitesse de développement d'un organe et la température de l'organe³. Le modèle le plus courant de temps thermique est le suivant. L'incrément TTS_i de temps thermique pour le jour i , exprimé en degrés.jour (°C.d), est

$$TTS_i = (t_{mi} - \theta) \cdot \delta \quad \delta = \begin{cases} 0, & t_{mi} \leq \theta \\ 1, & t_{mi} > \theta \end{cases}$$

où t_{mi} est la température moyenne du jour i , et θ la température de base (T_0 sur la Figure 3).

L'accomplissement d'une phase de développement donnée, qui dure n jours, nécessite une somme de temps thermique constante TTS :

$$TTS = \sum_{i=1}^n (t_{mi} - \theta) \cdot \delta \quad \delta = \begin{cases} 0, & t_{mi} \leq \theta \\ 1, & t_{mi} > \theta \end{cases}$$

Si les températures moyennes journalières sont supérieures à θ durant les n jours de la phase de développement, alors

$$TTS = n \cdot (t_m - \theta)$$

où t_m est la température moyenne pendant toute la phase de développement.

³ Le plus souvent, et c'est le cas dans mes travaux, c'est la température de l'air qui est considérée.

Ce modèle thermique possède deux paramètres, θ la température de base et TTS la somme de température nécessaire pour accomplir une phase de développement donnée. TTS se déduit aisément des données une fois θ connue. Les efforts doivent donc être portés sur la détermination de θ .

Comme la phénologie tient une place centrale dans mes travaux, il est indispensable de travailler en temps thermique afin d'avoir des échelles de temps comparables entre différentes situations, que ce soit pour l'analyse de données ou la modélisation. Les modèles de temps thermiques sont très utilisés dans les modèles de croissance et de développement des couverts végétaux en grandes cultures et il est aisé de trouver dans la bibliographie des températures de base pour différentes espèces (blé, maïs, lin, pois, soja, ...) et des sommes de température correspondant à différentes phases de leur cycle. La bibliographie sur les espèces pérennes est par contre beaucoup plus réduite, notamment pour les fruitiers tropicaux. Ce constat m'a amené à **réfléchir aux méthodes de détermination des paramètres des modèles thermiques pour les espèces sur lesquelles j'ai travaillé, et aux limites de ces modèles** en général. Ce chapitre n'a pas pour objectif de détailler les résultats que j'ai obtenus et qui figurent dans différentes publications [A11, A13, bases biologiques pour le manguier dans A3], mais de faire part de ma réflexion sur l'utilisation de ces modèles. Cette réflexion a été présentée lors d'un symposium 'Orchard modelling' de l'ISHS [G12] et a été enrichie ici de résultats obtenus depuis sur manguier.

Cinq méthodes statistiques permettent classiquement de déterminer la température de base (Arnold, 1959 ; Yang *et al.*, 1995 ; Bonhomme, 2000). Elles nécessitent comme données des couples associant la durée en jours d'une phase phénologique donnée (e.g. élongation d'une feuille, floraison) et la température moyenne durant cette phase. L'idéal est d'avoir une large gamme de températures moyennes. Pour cela, j'ai combiné des relevés de phases phénologiques sur manguier et goyavier-fraise à des altitudes et des saisons différentes afin d'être dans des conditions thermiques contrastées (Tableau 1 pour le goyavier-fraise et [A3] pour le manguier).

Dataset	Sample size	Elevation range (m)	Mean temperature of the phase (°C)		Duration of the phase (d)		
			min	max	mean	min	max
Strawberry guava: estimation and internal validation	105	200 - 890	14.8	25.2	129.9	99	184
Strawberry guava: external validation	35	200 - 920	15.0	24.8	134.2	102	186
Mango dataset	6	125	23.5	24.6	-	-	-

Tableau 3. *Résumé des jeux de données utilisés pour estimer et valider la température de base de l'intervalle floraison-récolte du goyavier-fraise (deux premières lignes du tableau). La variabilité thermique a été obtenue en combinant l'altitude des vergers et la saison des relevés. D'après [G11].*

La détermination statistique de la température de base lui confère une nature statistique, ce qui implique des conséquences sur sa signification et son utilisation, qui ont été signalées par quelques auteurs (Arnold, 1959 ; Wang, 1960 ; Bonhomme, 2000) et que je vais illustrer sur la base de mes résultats.

- **La température de base ainsi déterminée n'a pas la nature physiologique** qu'on lui prête le plus souvent. Le zéro physiologique correspond à la température en dessous de laquelle la vitesse de développement est nulle (Figure 3, seuil vrai), et sa

détermination nécessite des mesures en conditions thermiques contrôlées (chambre de culture). La température de base est la température qui permet d'atteindre un objectif statistique dans un jeu de données, objectif qui varie suivant la méthode utilisée (minimisation de la variabilité, annulation d'un coefficient de corrélation, ..).

- **Un domaine de validité est associé à l'utilisation de la température de base.** Il correspond aux conditions dans lesquelles les données ont été collectées (gamme de température, espèce, cultivar, organe, phase phénologique). On peut donc faire l'hypothèse que la température de base peut dépendre du cultivar, de l'organe et de la phase phénologique considérée. Ce point est rarement abordé dans la littérature et j'ai montré que le type de données, le cultivar, l'organe ou le stade phénologique avaient un effet sur la valeur de la température de base.

Ainsi, les températures de base pour la phase de développement floraison-récolte du goyavier-fraise, déterminées à partir de données différentes (soit les dates de floraison et de récolte individuelles des fleurs et des fruits, soit les dates de demi-floraison et de demi-récolte estimées à partir du suivi d'un échantillon de boutons floraux d'une parcelle), sont différentes, respectivement 2.6°C [A13] et -3.9°C [G12]. Les parcelles et années de suivi étaient différentes, mais les gammes altitudinales et thermiques et les zones géographiques étaient semblables. Le point commun est la faible valeur de ces températures de base pour une espèce subtropicale (discuté ci-dessous). Elles sont néanmoins différentes.

De même, j'ai étudié chez le manguier l'effet de trois facteurs, le cultivar, l'organe et la phase phénologique, sur la valeur de la température de base obtenue par la méthode du x-intercept. Dans cette méthode, la température de base estimée correspond au x-intercept de la relation linéaire ajustée entre la vitesse de développement durant la phase phénologique et la température moyenne durant cette phase. Les données utilisées ont été celles collectées par Anaëlle Dambreville lors de sa thèse pour la publication [A3]. Les trois facteurs considérés ont un effet significatif sur les températures de base obtenues par la méthode du x-intercept. Par exemple, pour le développement de l'inflorescence, les températures de base varient entre les deux cultivars Cogshall et José en fonction du stade phénologique (Tableau 4). Au stade D (débourrement), les températures de base sont différentes, mais la sensibilité du cultivar à la température est la même pour les deux (même pente et intercepts différents). Au stade E (allongement de l'inflorescence), les températures de base sont très différentes, en relation avec des sensibilités différentes des deux cultivars à la température pour ce stade (pentes des relations différentes). Au stade F (floraison, entre la première et la dernière fleur ouvertes sur l'inflorescence), les températures de base sont les mêmes pour les deux cultivars, du fait de relations similaires entre la durée du stade et la température (même pente et intercept).

Stade phénologique	Cogshall	José
D	13.5 ^a (0.020)	15.1 ^b (0.019)
E	4.0 ^a (0.006 ^a)	13.9 ^b (0.014 ^b)
F	15.4 (0.005)	15.5 (0.004)

Tableau 4. Températures de base (°C) estimées par la méthode du x-intercept pour les stades phénologiques D, E et F de développement de l'inflorescence de manguier pour les cultivars Cogshall et José. La pente de chaque relation est donnée entre parenthèses. Toutes les régressions sont significatives ($P < 0.05$). Pour chaque stade phénologique, les températures de base ou les pentes suivies de lettres différentes pour les deux cultivars sont significativement différentes (analyse de covariance, $P < 0.05$).

D'un point de vue biologique, cette dépendance de la température de base à des facteurs tels que le cultivar, l'organe ou la phase phénologique pourrait s'expliquer par la diversité des processus physiologiques et biochimiques sous-jacents au développement selon la phase phénologique et l'organe considéré, et l'impact différentiel de la température sur ces processus, le tout étant modulé par le génotype. Le développement d'un fruit n'est pas la même chose que le développement d'une feuille. Les résultats du tableau 4, et notamment les différences de pente dans les relations entre la vitesse de développement et la température moyenne, supportent cette hypothèse. Il peut cependant y avoir des confusions d'effets liées à l'approche statistique (cf ci-dessous), et cette hypothèse demanderait à être testée dans des conditions contrôlées.

- **Une hypothèse de base pour la construction des modèles thermiques, souvent oubliée, est que la température est considérée comme le seul facteur agissant sur la vitesse de développement** (Figure 3). Si la température est reconnue comme le principal facteur influençant la vitesse de développement, d'autres facteurs peuvent l'affecter, comme la photopériode, la disponibilité en eau ou en nutriments (Idso *et al.*, 1978 ; Brisson et Delécolle, 1991 ; Bonhomme, 2000 ; Cave *et al.*, 2013). Certains modèles de développement ont d'ailleurs été améliorés en y introduisant la photopériode (Bittenbender et Kobayashi, 1990 ; Bonhomme, 2000). En particulier, le développement du fruit peut être affecté par différents facteurs non climatiques, propres à l'arbre. Une limitation de la disponibilité en assimilats, par exemple à cause d'une forte charge en fruits de l'arbre, allonge la durée entre la floraison et la récolte [F1] (Génard et Bruchou, 1993 ; Joas *et al.*, 2012), et diminue en conséquence la vitesse de développement.

Les effets de ces différents facteurs se retrouvent intégrés dans la variabilité résiduelle du modèle. Ainsi, les résidus du modèle d'estimation de la température de base du goyavier-fraise (Figure 4) pour la période floraison-récolte sont corrélés à la durée de l'intervalle floraison-récolte, au taux de nouaison et à l'altitude, mais pas aux températures moyennes pendant la phase floraison-récolte [G12]. Ce dernier point est cohérent avec la méthode d'estimation dont l'objectif est de décorréler les durées et les températures moyennes. Les effets de la durée floraison-récolte et du taux de nouaison sont probablement liés à l'impact marqué chez le goyavier-fraise de la charge en fruits (rapport feuilles/fruits) sur la durée de développement du fruit [F1]. Le facteur altitude suggère un effet de facteurs environnementaux sur le développement du fruit (nébulosité, qualité des sols).

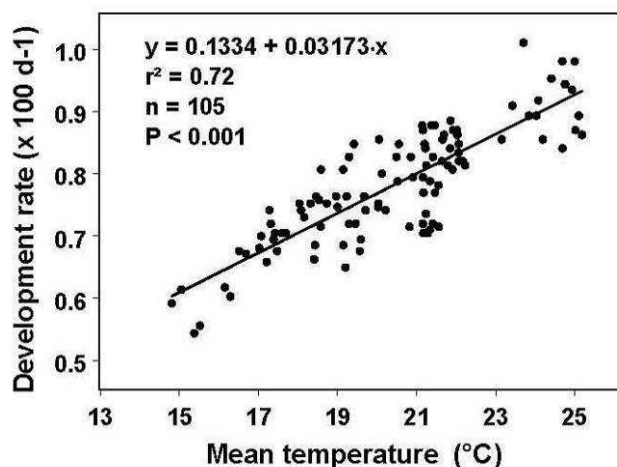


Figure 4. Relation entre la vitesse de développement du fruit du goyavier-fraise (intervalle floraison-récolte) et la température moyenne durant cette phase. Voir le Tableau 3 pour les caractéristiques du jeu de données d'estimation. D'après [G12].

- **Une conséquence de l'effet d'autres facteurs que la température sur le développement est que les valeurs estimées de la température de base peuvent paraître anormales par rapport aux traits de vie de la plante.** C'est probablement le cas de la température de base très faible (2.6°C [A13]), voire négative (-3.9°C [G12]), estimée pour la période floraison-récolte du goyavier-fraise. Des températures de base négatives ont déjà été estimées, mais pour des espèces de climat froid (Wielgolaski, 1999). Par contraste, les températures de base estimées pour des phases de développement végétatif et floral, débourrement de la pousse florale à floraison et déclenchement d'une pousse florifère par de l'azote [A12] à floraison, étaient de 5.5°C [A13] et 8.1 °C [A11] respectivement. Ces valeurs peuvent être considérées comme cohérentes avec la nature subtropicale et la résistance au froid du goyavier-fraise [B7;D1].
- Le dernier point concerne **la différence qui existe entre la température de l'air, utilisée pour estimer les températures de base, et la température de l'organe** qui est considérée pour la loi d'action de la température sur la vitesse de développement (Figure 3) (Tardieu, 2013). C'est une source supplémentaire de variabilité qui est introduite dans l'estimation de la température de base, et qui peut être beaucoup plus marquée pour les arbres du fait de l'hétérogénéité probablement plus grande des facteurs microclimatiques au sein d'une canopée qu'au sein d'un couvert plus uniforme d'une grande culture.

Ces points m'amènent à suggérer une certaine prudence dans l'utilisation des températures de base pour des arbres fruitiers, notamment tropicaux, pour lesquels il y a peu de références (à l'opposé, le bananier et l'ananas ont été très travaillés, notamment pour la prédiction des dates de récolte). Les quelques références existantes ne signalent en général pas comment est estimée la température de base, ni d'où elle vient. Leur utilisation n'est pas recommandée. Il vaut mieux, lorsque c'est possible, estimer avec les méthodes classiques des températures de base dans le contexte de l'étude en analysant l'effet de différents facteurs. Lorsqu'il n'est pas possible d'obtenir un jeu de données avec des températures contrastées, il est possible d'intégrer la température de base comme un paramètre du modèle de croissance comme cela a été réalisé pour la croissance de la mangue [G12].

Malgré ces limitations, mes travaux ont eu des retombées pratiques pour le goyavier-fraise car les modèles thermiques estimés ont permis de construire des calendriers de prévision de date de demi-récolte à partir soit de la date de fertilisation déclenchant la pousse florifère [A12] (Figure 5), soit à partir de la date de demi-floraison. Ces calendriers, validés sur des données indépendantes, prédisent les dates de demi-récolte à ± 10 jours, pour un intervalle demi floraison – demi récolte de 130 jours en moyenne, et un étalement de la récolte de 30 à 45 jours dans un verger [G12]. Compte-tenu du large jeu de données ayant servi à paramétrer le modèle (Tableau 3), ces calendriers sont valables pour l'ensemble de la région de production à la Réunion. Il est possible de construire des calendriers plus précis pour un site donné à partir de données spécifiques à ce site, mais dont la possibilité d'extrapolation à d'autres sites reste à valider.

Ces travaux ont également permis d'obtenir des modèles de temps thermique pour le goyavier-fraise, indispensables pour étudier et analyser sa floraison dans des conditions thermiques contrastées. Ils ont notamment été utilisés pour paramétrer pour le goyavier-fraise le modèle de floraison asynchrone qui a été construit et qui est présenté dans le chapitre suivant.

Date de fertilisation	Date de demi récolte prévue	Date de fertilisation	Date de demi récolte prévue
5-janv	7-juil	5-juil	21-févr
10-janv	14-juil	10-juil	24-févr
15-janv	21-juil	15-juil	28-févr
20-janv	28-juil	20-juil	3-mars
25-janv	5-août	25-juil	6-mars
30-janv	13-août	30-juil	9-mars
5-févr	22-août	5-août	12-mars
10-févr	30-août	10-août	15-mars
15-févr	7-sept	15-août	18-mars
20-févr	15-sept	20-août	21-mars
25-févr	23-sept	25-août	23-mars
1-mars	29-sept	30-août	26-mars
5-mars	5-oct	5-sept	29-mars
10-mars	13-oct	10-sept	1-avr
15-mars	21-oct	15-sept	4-avr
20-mars	28-oct	20-sept	7-avr

Figure 5. Exemple de calendrier basé sur un modèle thermique et permettant de prévoir, sur la base des températures moyennes journalières d'un site, ici à 485 m d'altitude, la date de demi-récolte d'une parcelle de goyavier-fraise à partir de la date de l'apport d'azote déclenchant la pousse florifère. D'après [K11].

III- Modélisation d'une floraison asynchrone

Les asynchronismes phénologiques sont connus chez les animaux et les végétaux, et ils jouent un rôle dans le succès reproducteur et la structure génétique des populations (Ims, 1990 ; Sun *et al.*, 2009 ; Tal, 2011). Chez les végétaux, on distingue les asynchronismes inter-individus et les asynchronismes intra-individu qui se traduisent, dans ce dernier cas, par un étalement dans le temps des stades phénologiques au sein d'une plante. La notion d'asynchronisme est relative car elle dépend de l'échelle de temps que l'on considère. Par exemple, ce qui peut paraître synchrone à l'échelle du mois ne l'est pas à l'échelle du jour ou de la semaine. Les asynchronismes de floraison sont très répandus (Ims, 1990 ; Carthew, 1993), même chez les espèces à floraison de masse (Auspurger, 1983 ; Kakishima *et al.*, 2011). Les espèces arborées tropicales en particulier montrent une grande variété de patterns de floraison (Gentry, 1974 ; Bawa, 1983). Les asynchronismes de floraison se traduisent concrètement par des périodes de floraison différentes entre les individus d'une population. Le déroulement de la floraison au sein d'une population, c'est-à-dire le nombre de fleurs ouvertes chaque jour, étant l'agrégation des floraisons individuelles, il en résulte une floraison globale plus étalée que les floraisons individuelles.

Les travaux sur les asynchronismes de floraison ont été réalisés en lien avec le succès reproducteur (Tani *et al.*, 2012), la structure génétique des populations, la sensibilité aux maladies et ravageurs (Dodd *et al.*, 1992) ou la santé humaine pour la prédiction des risques allergiques liés aux pollens (Frenguelli *et al.*, 1989 ; Belmonte et Roure, 1991). La phénologie de la floraison est principalement sous le contrôle de facteurs génétiques. Parallèlement à des observations pluriannuelles de terrain mettant en évidence cet effet génétique (Nienstaedt, 1974 ; Primack, 1980 ; Pors et Werner, 1989 ; Carthew, 1993), des travaux de génétique plus spécifiques ont été réalisés (Boudry *et al.*, 1994 ; Mitchell-Olds, 1996 ; Hof *et al.*, 1999). Depuis quelques années, les approches moléculaires permettent d'identifier et de caractériser des gènes impliqués dans la floraison et son timing (He et Amasino, 2005 ; Salomé *et al.*, 2011 ; Grillo *et al.*, 2013). La phénologie est aussi sous la dépendance de facteurs environnementaux (Murfet, 1977 ; Primack, 1980), notamment la température, la disponibilité hydrique ou la photopériode (Rivera et Borchert, 2001).

Au niveau agricole, l'utilisation de génotypes en culture permet de réduire fortement les asynchronismes entre plantes au sein d'une parcelle. Cependant, la combinaison de plusieurs génotypes, par exemple en arboriculture pour la pollinisation croisée (pommier,

cerisier, kiwi), doit s'entourer de précautions quant à la période de floraison de chaque génotype afin de s'assurer de leur recouvrement sur la plus longue durée.

Les travaux sur les asynchronismes caractérisent le plus souvent la floraison par des critères temporels simples : dates de début, de milieu (lorsque 50% des boutons floraux se sont ouverts) ou de fin de floraison, durée totale de floraison. La floraison n'est alors déroulée que dans une dimension temporelle. La floraison relevant du développement de la plante, cette dimension temporelle est le plus souvent étudiée en relation avec la température. Différents modèles de sommes de température, incluant éventuellement un module de levée de dormance des bourgeons liée à des températures fraîches pour les arbres tempérés (Hänninen, 1987), permettent d'estimer assez précisément les dates de début ou de milieu de floraison dans un contexte thermique donné (Cannell et Smith, 1983 ; Chuine *et al.*, 1998, 1999 ; voir chapitre II de cette partie). Cette approche de la floraison est partielle car il manque sa dimension quantitative, traduite par le déroulement de la floraison, défini précédemment. Pourtant, cette dimension quantitative devient indispensable lorsque la quantité de fleurs peut devenir limitante ou est un élément clé du phénomène étudié : fécondation croisée, élaboration du rendement, risques allergiques polliniques. Des fonctions empiriques simples ont été proposées pour décrire le déroulement de la floraison à l'échelle d'un individu (Medan et Bartoloni, 1998 ; Hof *et al.*, 1999), mais sans intégration à l'échelle d'une population.

Au cours de ma thèse, j'ai abordé la question de la modélisation de la floraison d'arbres asynchrones. L'espèce était le goyavier-fraise qui est multiplié par semis. Les populations en verger ne sont donc pas clonales, et des asynchronismes floraux inter- et intra-plants ont été observés (Figure 6). La question de la modélisation de floraisons asynchrones au sein d'un verger s'est posée car j'ai montré que les plants de goyavier-fraise ont des niveaux d'autocompatibilité variable, de complètement autocompatible à complètement autoincompatible [F1]. La nouaison dépend de la formation de graines, aucun fruit n'ayant été trouvé asperme, et le poids du fruit à maturité dépend en partie de son nombre de graines [F1]. La floraison et la pollinisation, principalement entomophile, ont donc un rôle central dans l'élaboration du rendement et de la qualité (poids à maturité) des fruits pour cette espèce. Plus précisément, compte tenu de l'autocompatibilité variable, c'est la floraison de chaque individu par rapport à la floraison de l'ensemble des autres individus qui est à considérer. Il nous fallait donc un modèle capable de représenter la floraison de chaque individu, puis la floraison globale par agrégation des floraisons individuelles. Cela posait donc la question de comment rendre compte des dimensions temporelle et quantitative de la floraison à différentes échelles (l'arbre et la population).

Le cœur du modèle est basé sur les travaux de Osawa *et al.* (1983) qui modélisait la phénologie des bourgeons du sapin baumier (*Abies balsamea*). Ce modèle a été repris par Agostini *et al.* (1999) pour modéliser la floraison d'une population clonale de kiwi. Sans entrer dans les détails, on fait l'hypothèse que le développement d'un bourgeon, ici un bourgeon floral, est un processus stochastique qui consiste en l'accumulation de petits incréments de développement u_d . Ce processus commence lorsque le bourgeon floral est à un certain stade au temps $t=0$. Le processus stochastique est défini comme la quantité de temps de développement que le bourgeon a accumulé au temps t :

$$S(t) = \sum_{d \leq t} u_d$$

La quantité de développement $S(t)$ et le temps t sont exprimés en degré.jours. Sous certaines hypothèses, $S(t)$ est distribué normalement avec comme moyenne t et comme variance $\sigma^2 t$ (la variance du processus augmente avec le temps) (Osawa *et al.*, 1983). Le paramètre σ est appelé paramètre de variance relatif à la floraison.

Le bourgeon floral s'ouvre, i.e. la floraison a lieu, lorsque la quantité de développement $S(t)$ passe un seuil de floraison a . On en déduit que la probabilité qu'un bourgeon floral fleurisse entre t_{i-1} et t_i est :

$$P(t_i) = \Psi \left[\frac{a - t_i}{\sigma \cdot \sqrt{t_i}} \right] - \Psi \left[\frac{a - t_{i-1}}{\sigma \cdot \sqrt{t_{i-1}}} \right]$$

où $\Psi(u) = \int_u^{+\infty} \frac{1}{\sqrt{2\pi}} \cdot e^{-\frac{x^2}{2}} \cdot dx$ est la probabilité cumulée de la loi normale centrée réduite entre u et $+\infty$. Ce modèle a deux paramètres, le seuil de floraison a et le paramètre de variance relatif à la floraison σ . La formulation de ce modèle implique que tous les bourgeons floraux suivent le même processus stochastique, c'est-à-dire qu'ils accumulent des incréments de temps de développement de la même façon, et qu'ils ont le même seuil de floraison.

Dans un premier temps, nous avons paramétré ce modèle avec des données représentant le déroulement de la floraison de 10 goyaviers-fraises à 520 m d'altitude [G15]. Le modèle ainsi paramétré représente bien la floraison globale de cette population, mais il ne peut représenter correctement la floraison individuelle de chaque arbre, à moins de le paramétrer pour chacun des arbres. Les données montrent que la floraison de chaque arbre est caractérisée par des dates et une durée qui lui sont propres (Figure 6), illustrant ainsi les asynchronismes entre les arbres (périodes de floraison différentes) et au sein des arbres (durées de floraison différentes). Par ailleurs, les arbres ont des nombres de fleurs différents qui, combinés aux périodes et durées des floraisons individuelles, entraînent des patterns de floraison globale de la population très irréguliers.

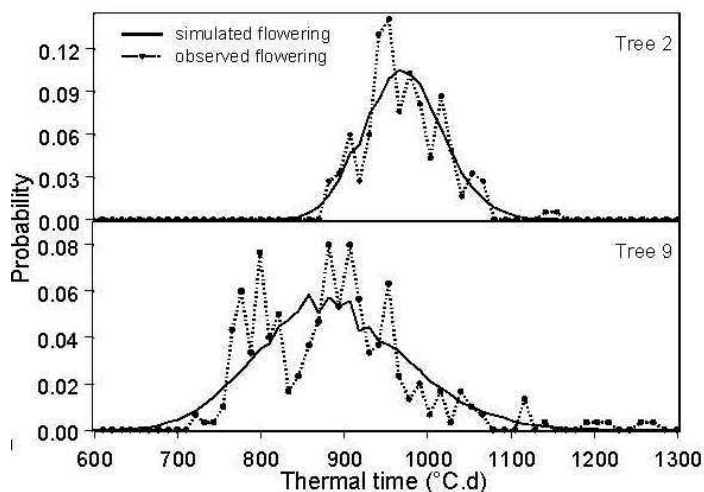


Figure 6. Déroulement de la floraison empirique et simulée (modèle paramétré pour chaque arbre) sur deux goyaviers-fraises d'un même verger illustrant les différences de date et de durée de floraison entre eux. D'après [G15].

J'ai alors développé une collaboration avec Joël Chadoeuf, statisticien de l'Inra d'Avignon, afin de construire un modèle général de floraison asynchrone d'une population, prenant en compte explicitement les asynchronismes intra-arbre et inter-arbres [A11]. Pour cela, j'ai défini l'unité florifère comme la plus petite entité présentant des conditions de développement similaires pour les bourgeons floraux qu'elle porte. Cette unité florifère est à définir pour chaque espèce. Pour le goyavier-fraise, les bourgeons floraux sont portés par les nouvelles unités de croissance qui apparaissent de façon quasi-synchrone sur les unités de croissance terminales de la canopée [A13]. L'unité florifère retenue a été l'ensemble des bourgeons floraux portés par les unités de croissance issues d'une même unité de croissance terminale (Photo 9).



Photo 9. L'unité florifère retenue pour le goyavier-fraise : l'ensemble des bourgeons floraux portés par les unités de croissance issues d'une même unité de croissance terminale. Sur la photo, il y a 14 bourgeons floraux visibles portés par trois nouvelles unités de croissance.

Les conditions de développement étant supposées homogènes pour les bourgeons floraux de l'unité florifère s de l'arbre p , on peut leur appliquer le modèle de floraison précédent, avec un seuil de floraison $a_{s,p}$ et un paramètre de variance $\sigma_{s,p}$ qui leur sont propres. La floraison des niveaux supérieurs, arbre et population, est obtenu par agrégation des floraisons à l'échelle des unités florifères. Ce modèle général est très paramétré et est difficilement utilisable en prédiction. Nous l'avons simplifié en faisant trois hypothèses :

- 1- On définit le seuil de floraison de chaque arbre, a_p , comme l'espérance des seuils de floraison $a_{s,p}$ de ses unités florifères. Les différences $a_{s,p} - a_p$, qui traduisent l'avance (<0) ou le retard (>0) de floraison de chaque unité florifère par rapport à l'arbre, suivent une même loi normale centrée $N(0, \delta^2)$ pour chaque arbres de la population.
- 2- Le paramètre de variance associé à la floraison, $\sigma_{s,p}$, est indépendant de l'unité florifère et de l'arbre et est appelé σ_s .
- 3- Les seuils de floraison des arbres a_p de la population suivent une loi normale $N(\alpha_s, \beta_s^2)$.

Ce modèle de floraison à l'échelle de l'unité florifère comporte 4 paramètres représentant des grandeurs d'intérêt : σ_s traduit la vitesse de floraison à l'échelle de l'unité florifère, une quantification de l'asynchronisme de floraison au sein de l'unité florifère ; δ quantifie l'asynchronisme de floraison intra-arbre ; β_s quantifie l'asynchronisme de floraison inter-arbre ; α_s est le seuil de floraison moyen à l'échelle de la population.

Deux modèles plus simples en ont été dérivés :

- **un premier modèle de floraison à l'échelle de l'arbre** qui considère que tous les bourgeons floraux d'un arbre suivent le même processus stochastique, ce qui revient à dire que l'unité florifère est l'ensemble des bourgeons floraux de l'arbre. Il comporte trois paramètres : σ_p traduit la vitesse de floraison à l'échelle de l'arbre, c'est une quantification de l'asynchronisme de floraison intra-arbre ; β_p quantifie l'asynchronisme de floraison inter-arbre ; α_p est le seuil de floraison moyen à l'échelle de la population.
- **un second modèle de floraison à l'échelle de la population** qui considère que tous les bourgeons floraux de la population suivent le même processus stochastique. C'est le modèle d'Agostini *et al.* (1999) qui avait été testé sur une population de goyaviers-fraises [G15]. Il comporte deux paramètres : σ représente la vitesse de floraison à l'échelle de la population, c'est une quantification de l'asynchronisme global de floraison de la population ; a est le seuil de floraison moyen à l'échelle de la population

Les trois modèles ont été paramétrés sur une population à 520 m d'altitude et validés de façon satisfaisante sur deux autres populations à 200 et 890 m d'altitude. Les variables d'entrée sont une échelle de temps thermique et les nombres de bourgeons floraux par unité florifère (unités de croissance florifères, arbre ou population selon le modèle). Le modèle peut ainsi être couplé à un modèle plante qui simule ces nombres de bourgeons floraux.

L'étude des modèles et de leur comportement [A11, G13] a montré que le modèle à l'échelle des unités florifères est plus précis que les deux autres et offre davantage de possibilités pour simuler des patterns de floraison (Figure 7). Les modèles à l'échelle de l'arbre et de l'unité florifère sont capables de simuler la plupart des patterns de floraison d'une population, de la floraison de masse à des floraisons très asynchrones (Gentry, 1974). Le modèle à l'échelle des unités florifères est de plus capable de simuler de forts asynchronismes de floraison intra-arbre, comme par exemple la floraison des palmiers. Le modèle à l'échelle de la population (Osawa *et al.*, 1983 ; Agostini *et al.*, 1999) ne peut que représenter une courbe en cloche plus ou moins étalée, ce qui limite son utilisation à des cas particuliers (ex d'une parcelle clonale cultivée).

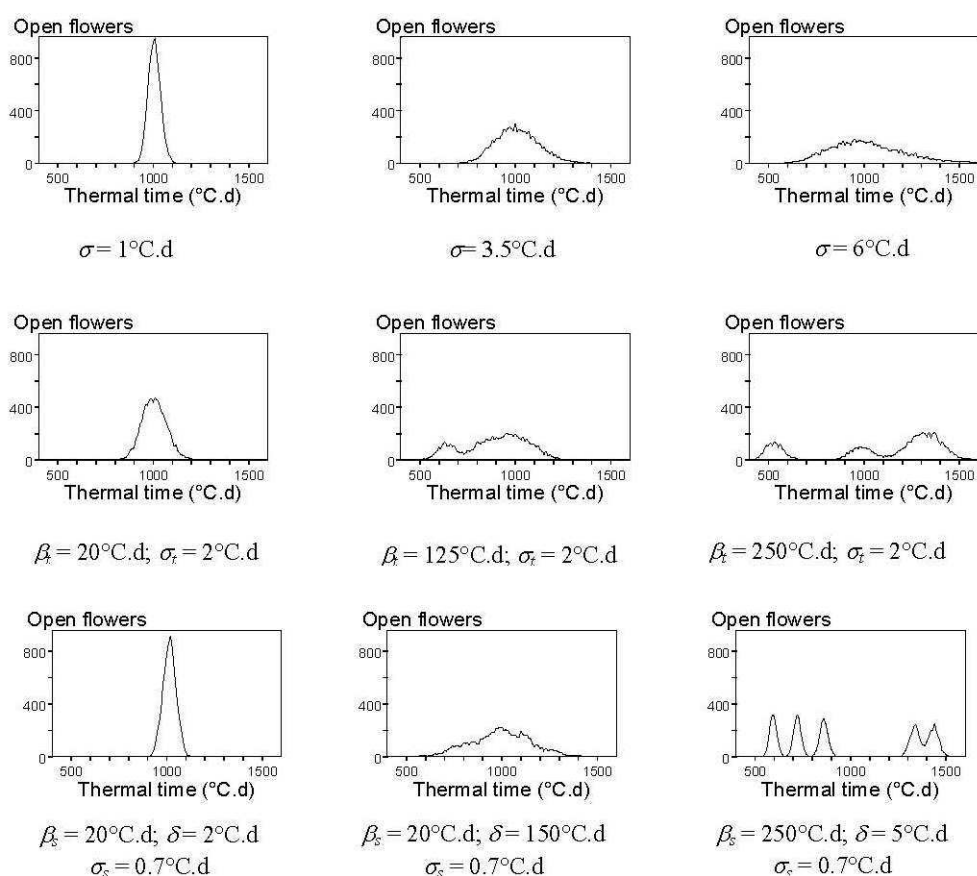


Figure 7. Déroulement de la floraison d'une population de cinq arbres portant chacun 100 unités de croissance avec 15 bourgeons floraux sur chacune, simulé avec le modèle à l'échelle de la population (première ligne), le modèle à l'échelle de l'arbre (seconde ligne) et le modèle à l'échelle des unités florifères (troisième ligne). Trois niveaux d'asynchronisme de floraison sont simulés avec chaque modèle (les valeurs des paramètres sont données sous chaque simulation). Les seuils de floraison sont $a = a_t = a_s = 1000^{\circ}\text{C.d}$ et l'incrément journalier de temps thermique est constant, égal à 10°C.d . D'après [G13].

La structure agrégative des modèles à l'échelle des unités florifères et de l'arbre permet des changements d'échelle aisés. Ainsi, ces modèles simulent la floraison globale de la population, mais aussi les floraisons individuelles de chaque arbre (Figure 8), ce qui était l'objectif recherché dans le cas du goyavier-fraise.

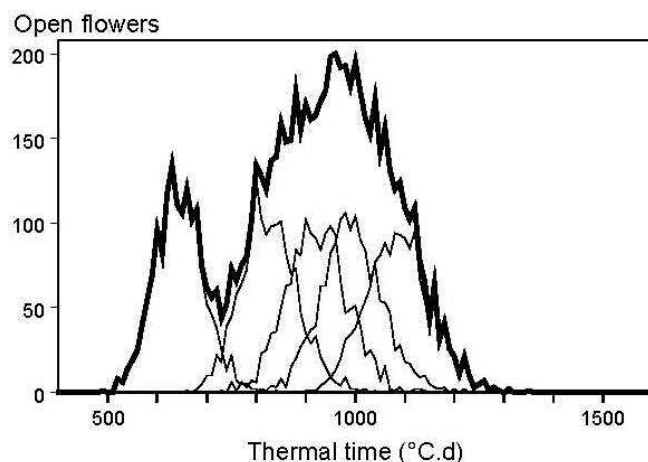


Figure 8. Simulation avec le modèle arbre du déroulement de la floraison de cinq goyaviers-fraises (traits fins) et de leur population (trait gras) obtenue par aggrégation des floraisons des cinq arbres. Les paramètres utilisés sont: $\alpha_t = 1000^{\circ}\text{C.d}$; $\beta_t = 125^{\circ}\text{C.d}$; and $\sigma_t = 2^{\circ}\text{C.d}$. D'après [G13].

Ce travail de modélisation nous a donc permis de construire **un modèle très général de déroulement de floraison qui peut être utilisé dans différents types d'études**. Il comporte **des paramètres peu nombreux quantifiant les différentes composantes des asynchronismes**, et permet de **simuler les patterns de floraison observés dans la nature, y compris avec de forts asynchronismes**. Cependant, ce modèle ne considère pas les processus sous-jacents à la variabilité de la floraison, ni les facteurs qui affectent ces processus. Il ne fait que simuler leurs effets en les intégrant dans le processus stochastique. C'est une limite de ce modèle. Par rapport à nos objectifs appliqués, il ne permet pas de prendre en compte l'effet d'opérations techniques sur le déroulement de la floraison.

Ces travaux détaillés sur le déroulement de la floraison des populations non clonales de goyavier-fraise ont mis en évidence de la variabilité à différents niveaux des composantes temporelles et quantitatives de la floraison. Si les facteurs génétiques peuvent expliquer en partie les asynchronismes inter-arbres, ils ne contribuent pas à expliquer l'origine des asynchronismes intra-arbre : pourquoi les bourgeons floraux d'un arbre fleurissent à des moments différents ? De même, les causes de la variabilité de la vitesse de floraison à l'échelle des unités florifères (variabilité de σ_s) restent à rechercher. Enfin, le nombre de bourgeons floraux, qui est une variable d'entrée du modèle de floraison, s'est montré très hétérogène d'un arbre à l'autre, soulevant la question des déterminants de l'induction florale.

Ces questions de recherche sont en rapport direct avec les problèmes agronomiques d'alternance de rendement et d'asynchronismes phénologiques. Mes travaux de recherche se sont alors orientés vers les déterminants de l'apparition des bourgeons floraux, dans ses composantes d'occurrence et de date, avec comme principale espèce le manguiier.

IV- Déterminants de l'occurrence et de la date l'apparition des bourgeons floraux

Deux approches ont été privilégiées pour aborder cette thématique. La première, qui concerne le goyavier-fraise et le manguiier, est consacrée aux relations entre la charge en fruits, la fluctuation des réserves carbonées et l'alternance de production. La dimension temporelle de la floraison n'est pas considérée dans ce cadre. La seconde approche

concerne l'effet de facteurs architecturaux sur l'apparition et le déroulement de la floraison. Elle a été conduite sur manguier uniquement.

IV.1- Le statut carboné de l'arbre : sa dynamique et son effet sur la floraison

Les réserves carbonées sont souvent évoquées pour expliquer l'alternance de production (Monselise et Goldschmidt, 1982). Une forte production une année mobiliserait les réserves carbonées de l'arbre, principalement l'amidon, et l'arbre aurait moins de ressources disponibles pour une bonne initiation florale l'année suivante. Des fluctuations marquées des réserves carbonées ont ainsi été montrées, en lien avec la charge en fruits des arbres, chez des espèces fruitières alternantes comme le manguier (Stassen et Janse van Vuuren, 1997 ; Davie *et al.*, 2000), les agrumes (Goldschmidt et Colomb, 1982 ; Goldschmidt *et al.*, 1985), le pistachier (Spann *et al.*, 2008), l'avocatier (Scholefield *et al.*, 1985, Garner et Lovatt, 2008) ou le macadamia (Olesen *et al.*, 2008).

Des travaux en physiologie et biologie moléculaire sur plantes annuelles montrent quatre voies possibles et non exclusives pour l'initiation florale (voir synthèse dans Wilkie *et al.*, 2008): la voie photopériodique, la voie des gibbérellines, la vernalisation et la voie autonome. L'initiation florale peut aussi être régulée en partie par le métabolisme (Bernier et Périlleux, 2005). Le saccharose apparaît comme un élément important du signal de l'initiation florale, et comme source d'énergie pour la floraison (Bodson et Outlaw, 1985 ; Bodson et Bernier, 1985 ; Corbesier *et al.*, 1998).

Le lien entre le niveau carboné ou le statut carboné de l'arbre et l'initiation florale n'est pas clair et n'a pas été démontré chez les espèces fruitières alternantes mentionnées ci-dessus. L'imprécision liée aux termes de 'niveau' ou 'statut' carboné en est révélateur. S'agit-il de la concentration en glucides au niveau des bourgeons, des unités de croissance, d'autres structures de l'arbre ? Est-ce la quantité totale de glucides présents dans la plante entière ou dans certains organes au moment de l'initiation florale ? De quels glucides s'agit-il, amidon, saccharose, autres ?

J'ai considéré l'hypothèse de relations entre la charge en fruits, la fluctuation des réserves carbonées et l'alternance de production dans mon travail pour au moins deux raisons. D'une part, ces fluctuations sont signalées sur manguier en lien avec la charge en fruits (Stassen et Janse van Vuuren, 1997 ; Davie *et al.*, 2000) et il s'agissait d'approfondir ces travaux et de voir de façon détaillée comment évoluent dans l'arbre les réserves carbonées au cours d'un cycle phénologique. Pour le goyavier-fraise, il n'existait aucune donnée et il était intéressant d'explorer cette hypothèse qui était suggérée par certains résultats [A12]. D'autre part, la validation de cette hypothèse a une finalité appliquée car elle peut conduire à la proposition de pratiques culturales adaptées, comme l'éclaircissage précoce des fruits, pour limiter le phénomène d'alternance et améliorer la qualité des fruits. Mes résultats sur goyavier-fraise [G11;I8] ont conduit à ces recommandations pratiques [K11].

Les travaux de recherche sur manguier ont consisté en la construction d'une cartographie détaillée et dynamique des sucres de réserve dans l'arbre au cours du cycle de production, permettant d'en étudier l'évolution. L'effet des sucres de réserve sur la floraison au cycle suivant n'a pas été étudié. Ce travail, en cours de finalisation [A17], est présenté de façon synthétique dans l'encadré 3.

Les travaux de recherche sur goyavier-fraise ont été conduits à l'échelle fine des unités de croissance terminales et ont porté sur l'effet de la fructification sur la concentration en amidon de ces unités de croissance terminales, et sur la relation avec la croissance végétative et la floraison au cycle suivant. Ce travail, finalisé [G11;I8], est présenté après l'encadré 3 sur le manguier.

Encadré 3 - Cartographie dynamique des sucres de réserve du manguier à l'échelle de l'arbre et évolution au cours du cycle de production

Les travaux sur les sucres de réserve du manguier à l'échelle de la plante entière et de l'ensemble du cycle de production sont rares. Ils ont été réalisés en Afrique du Sud sur le cultivar alternant *Sensation* et se sont intéressés à la distribution du principal sucre de réserve, l'amidon, dans de grands compartiments de l'arbre (racines, bois, écorce, branches, feuilles et fruits) au cours du cycle de production (Stassen et Janse van Vuuren, 1997; Davie et Stassen, 1997; Davie *et al.*, 2000). Ils montrent un épuisement presque complet de l'amidon dans les compartiments végétatifs pendant la croissance des fruits, puis un remplissage de ces compartiments après la récolte, jusqu'à un niveau équivalent à celui du repos végétatif avant floraison.

Malgré l'intérêt de ces résultats, le choix de grands compartiments ne permet pas d'identifier finement où se trouvent les sucres de réserve, s'il existe des gradients au sein de l'arbre, si des compartiments contigus ont des dynamiques d'évolution semblables, et quelle est la contribution de chaque compartiment au remplissage des fruits. Pour explorer ces différents points, j'ai dressé une cartographie dynamique des sucres de réserve à l'échelle de l'arbre et étudié son évolution au cours d'un cycle de production, en lien notamment avec la floraison, la fructification et la croissance végétative. Ce travail s'est déroulé dans le cadre d'une Action Thématique Programmée (ATP) du Cirad intitulée '*Carbon storage in coconut, oil palm, rubber and mango : origins, dynamics and consequences for plantation management*' qui a eu lieu de 2002 à 2005. J'ai encadré durant cette ATP trois stages de fin d'étude ingénieur et un stage de césure. Les résultats ont donné lieu à trois communications orales avec actes [G7;G8;H1], et un article scientifique est en cours de rédaction [A17].

L'étude s'est déroulée sur un verger adulte (13 ans) de la variété Cogshall greffée sur le porte-greffe Maison Rouge, entre le repos végétatif 2002 et le repos végétatif 2003. Ce cycle a été très productif (90 kg de fruits par arbre en moyenne), et le suivant peu productif (51 kg de fruits par arbre). L'échantillonnage a été réalisé à 6 dates clés du cycle phénologique : repos végétatif 2002, floraison, croissance des fruits, fin de récolte, croissance végétative et repos végétatif 2003. A chaque date, des échantillons ont été prélevés sur trois arbres, et un de ces trois arbres a été excavé. Dix-sept compartiments végétatifs permanents (présents à toutes les dates d'échantillonnage) ont été choisis, 6 pour le système racinaire, 5 pour la structure ligneuse âgée, 3 pour la structure ligneuse récente et 3 pour les feuilles. Huit compartiments végétatifs temporaires (feuilles et unités de croissance des nouvelles pousses) et sept compartiments reproducteurs temporaires (4 pour les inflorescences et 3 pour les fruits) complètent l'échantillonnage. Les compartiments ont été choisis de façon à identifier des gradients de teneur en sucres dans la structure ligneuse, de l'extrémité des racines aux unités de croissance terminales, et à détecter des effets âge pour les compartiments que l'on peut dater. Si seul l'amidon a un véritable rôle de sucre de réserve, nous nous sommes intéressés à quatre sucres, appelés sucres de réserve dans la suite (amidon, saccharose, glucose, fructose). Leur concentration a été mesurée dans chaque compartiment. A chaque date, les biomasses fraîches et sèches de ces derniers ont été déterminées sur l'arbre excavé, et ont été estimées par différentes méthodes indirectes pour les deux arbres non-excavés.

Une démarche originale d'analyse des données a été développée en collaboration avec André Lacointe de l'Inra de Clermont-Ferrand (UMR PIAF). Dans un premier temps, la distribution de la biomasse sèche structurale (sans la masse des sucres étudiés) entre les différents compartiments a été analysée. Sous l'hypothèse que la variabilité de la biomasse des différents compartiments entre les arbres est plus faible que la variabilité des teneurs en sucres des compartiments entre les stades phénologiques, nous avons construit des 'squelettes' de biomasse structurale. Ces squelettes représentent la distribution de la biomasse sèche structurale entre les différents compartiments, avec une partie végétative permanente (les compartiments du stade repos végétatif 2002) et des compartiments temporaires végétatifs (nouvelles pousses) ou reproducteurs (inflorescences puis fruits). Dans un second temps, ces squelettes et les concentrations en sucres ont permis de cartographier la masse de chaque sucre dans l'arbre et d'étudier son évolution au cours du cycle de production. Pour chaque sucre, des compartiments contigus présentant une évolution semblable de la masse du sucre au cours du cycle ont permis d'identifier des groupes de compartiments ayant des dynamiques similaires dans la gestion de ce sucre.

Les résultats apportent une connaissance beaucoup plus fine de l'importance en masse des sucres de réserve, de leur localisation dans l'arbre, et de leur évolution au cours du cycle de production.

L'amidon est le sucre de réserve majoritaire, avec une masse variant de 17.6 à 22.9 kg eq.glu dans le squelette permanent au cours du cycle, par rapport à 3.6 – 5.4 kg eq.glu pour le saccharose et 0.2 – 0.5 kg eq.glu pour le glucose et le fructose. Le système racinaire joue un rôle majeur pour le stockage des sucres, notamment l'amidon. La production de fruits du cycle étudié représentait 15.4 kg eq.glu de sucres pour un arbre à la récolte, dont 9.0 kg eq.glu de saccharose et 3.9 kg eq.glu d'amidon (graines).

La quantité d'amidon dans l'arbre diminue entre le repos végétatif 2002 et les stades 'croissance des fruits'/'fin de récolte', puis elle augmente pendant la croissance végétative, jusqu'à atteindre lors du repos végétatif 2003 un niveau supérieur à celui du repos végétatif 2002 (Figure 9). Les fruits mobilisent une masse importante de saccharose, sans entraîner une baisse importante de sa masse dans les compartiments permanents. **La quantité de sucres présente dans les fruits est supérieure aux quantités mobilisées dans les réserves de l'arbre, suggérant un rôle actif de la photosynthèse pendant la croissance des fruits pour contribuer à leur alimentation carbonée**, corroborant les résultats de Urban *et al.* (2004).

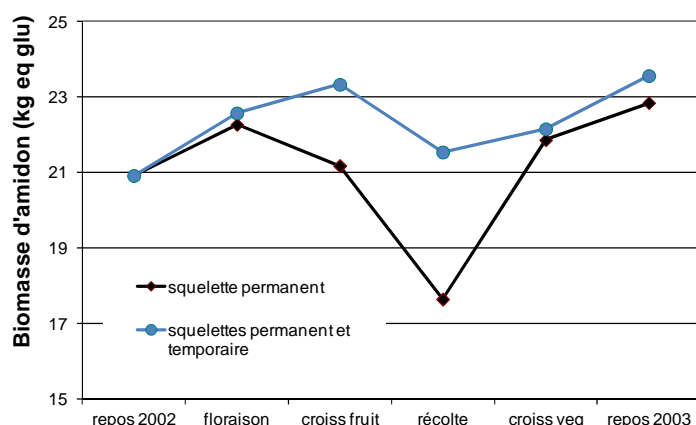


Figure 9. Evolution de la biomasse totale d'amidon au cours d'un cycle phénologique dans les compartiments permanents, présents lors du repos végétatif 2002, et dans la totalité de l'arbre, compartiments permanents et temporaires (inflorescences, fruits, nouvelles pousses).

Des groupes de compartiments avec des dynamiques similaires d'évolution des quantités de sucres au cours du cycle de production ont été identifiés. L'amidon contenu dans les extrémités des branches est mobilisé dès la floraison. Puis, à partir de la seconde partie de la croissance des fruits, l'amidon des racines grosses, moyennes et fines est fortement mobilisé. Le pivot racinaire contribue également à l'alimentation des fruits. Si les extrémités des branches retrouvent à la fin du cycle de production leur quantité initiale d'amidon, ce n'est pas le cas des racines grosses, moyennes et fines qui présentent à la fin du cycle un déficit en amidon de 23.8% par rapport au début du cycle. L'amidon des compartiments correspondant à du bois âgé (tronc, charpentières et premiers niveaux de ramification des charpentières) est très peu mobilisé pour alimenter les fruits.

Les quantités de sucres de réserve évoluent au sein de l'arbre en lien avec son cycle de production et les puits présents, notamment les fruits. Contrairement aux résultats précédents (Stassen et Janse van Vuuren, 1997), le stock d'amidon n'est pas épuisé à la fin de la récolte. La perte maximale est de 20.8% malgré une forte production. Cela semble être lié à une contribution forte de la photosynthèse pour la croissance des fruits. Le résultat original de ces travaux n'est pas tant que la masse globale d'amidon, et plus généralement de sucres, retrouve après la croissance végétative un niveau équivalent à celui avant la forte production, mais que **la distribution des sucres, et notamment de l'amidon, est modifiée entre les compartiments de l'arbre entre le début et la fin du cycle de production.**

Ces résultats suggèrent que **la quantité totale de sucres de réserve dans l'arbre n'est pas un élément déterminant de l'alternance.** Comme dans d'autres études (Stassen et Janse van Vuuren, 1997 ; Spann *et al.*, 2008), la quantité globale de sucres dans l'arbre est retrouvée après un cycle de forte production, ce qui n'empêche pas une faible production l'année suivante. Si le 'statut' carboné est en cause dans le phénomène d'alternance, **il faut rechercher ses effets à des échelles plus fines que l'arbre entier**, par exemple au niveau des unités de croissance terminales ou dans les compartiments racinaires.

Effet de la fructification sur le statut carboné des unités de croissance terminales du goyavier-fraise, et relation avec la floraison au cycle suivant

En milieu naturel, le goyavier-fraise émet une seule pousse florifère chaque année. Les bourgeons floraux se trouvent à l'aisselle des feuilles des unités de croissance et sont visibles dès le début de l'élongation des unités de croissance [A13] (Photo 9). J'ai montré qu'en culture il est possible de modifier la phénologie de cette espèce et de déclencher un cycle de production par un apport d'azote [A12]. La réponse des plants se manifeste par le gonflement des bourgeons 20-30 jours après l'apport, et leur débourrement à partir de 40-50 jours. Cela permet de faire deux récoltes par an sur une même parcelle, et de choisir la période de production en ajustant la date de l'apport azoté en conséquence (voir chapitre II de cette partie). Cependant, la réponse, notamment florifère, varie en fonction du stade phénologique des plants au moment de l'apport d'azote [A12]. Si ce dernier a lieu juste après une récolte, la réponse est peu intense et peu florifère, avec une grande variabilité entre plants. S'il a lieu 3 mois après la fin de la précédente récolte (il n'y a pas d'activité végétative entre temps), la réponse est très intense et très florifère, avec peu de variabilité entre les plants. Ces résultats conduisent à l'hypothèse que le statut carboné du plant, qui est affecté par la production de fruits (mobilisation des assimilats et de glucides de réserve), a un effet sur la réponse à l'azote, notamment pour sa composante florifère.

J'ai mis en place une expérimentation spécifique pour étudier l'effet de la fructification sur le statut carboné des unités de croissance terminales du goyavier-fraise, et sur leur réponse végétative et florifère suite à un apport d'azote (Encadré 4). Ces travaux ont donné lieu à une communication orale avec acte [G11]. L'application agronomique des résultats a donné lieu à une communication sans acte [I8].

Encadré 4 – Dispositif expérimental de l'étude de l'effet de la fructification sur le statut carboné des unités de croissance terminales, et sur leur réponse végétative et florifère au cycle suivant

Le dispositif expérimental (Figure 10) consistait en deux cycles de production superposés. Le premier était le cycle naturel de production. Des niveaux différenciés du statut carboné des plants ont été obtenus par des rapports feuilles:fruits différents à l'échelle du plant (0.8, 2.6 et 13.2 feuilles par fruit dès la nouaison). Le second cycle a été déclenché par un apport d'azote un mois après la pleine floraison du premier cycle, de façon à ce que le délai entre l'apport d'azote et le débourrement des nouvelles unités de croissance, pendant lequel se détermine l'initiation florale, ait lieu durant la première moitié de la croissance des fruits du cycle précédent et donc dans des conditions contrastées de statut carboné des plants. Un second facteur a été considéré : le nombre de fruits sur les unités de croissance du premier cycle. L'intensité de la réponse végétative et florifère a été relevée sur chaque plant suivi à partir d'unités de croissance ne portant aucun fruit, 1-3 fruits ou plus de 3 fruits. Les teneurs en amidon des unités de croissance terminales du premier cycle et de leurs feuilles ont été déterminées au moment de l'apport d'azote pour déclencher le second cycle.

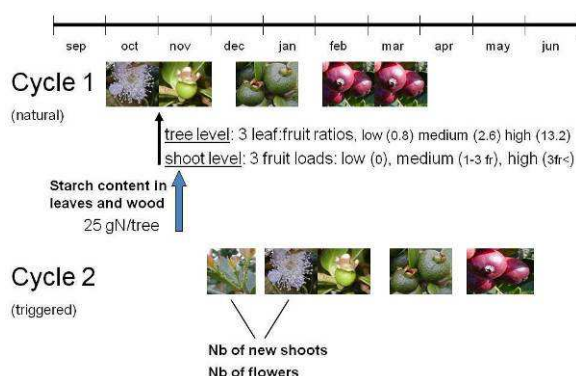


Figure 10. Dispositif expérimental pour modifier les relations sources-puits chez le goyavier-fraise à l'échelle de l'arbre et de l'unité de croissance fructifère, et étudier leur effet sur la teneur en amidon des unités de croissance terminales et l'intensité végétative et florifère du cycle suivant déclenché par un apport d'azote. Adapté de la communication [G11].

Les rapports feuilles:fruits contrastés des plants ont entraîné rapidement (la mesure a été réalisée un mois après la nouaison, la croissance des fruits durant environ 4 mois) des statuts carbonés différents, au moins dans les unités de croissance terminales et leurs feuilles (Figure 11). Si le nombre d'unités de croissance émises au second cycle est peu corrélé à la teneur en amidon dans les feuilles et non corrélé à celle des axes, **le nombre de fleurs portées par ces unités de croissance est très positivement corrélé à la teneur en amidon dans les axes et les feuilles**. La charge en fruits des unités de croissance du premier cycle a également un impact négatif sur le nombre de nouvelles unités de croissance émises et sur le nombre de fleurs qu'elles portent.

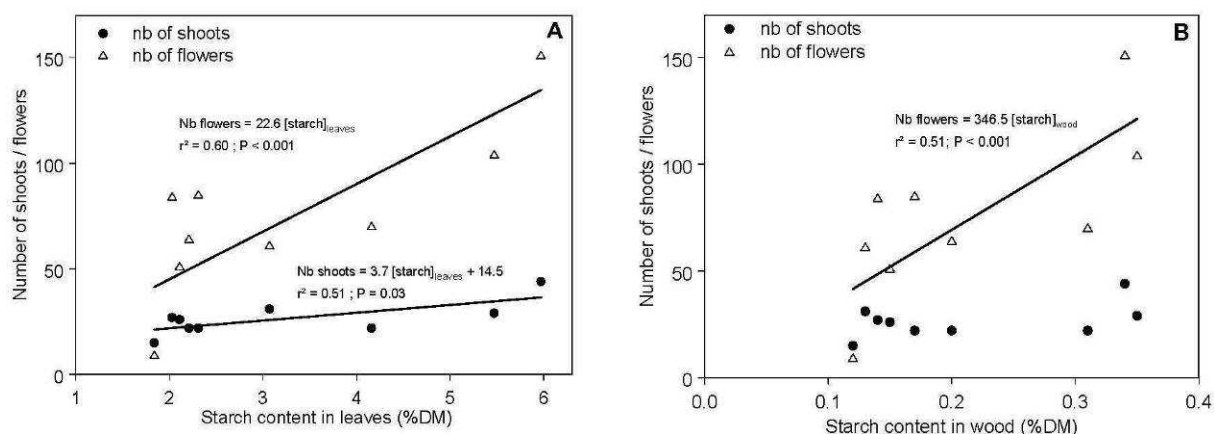


Figure 11. Relations entre la concentration en amidon dans les feuilles (A) et les axes (B) des unités de croissance terminales de goyaviers-fraises et les nombres de nouvelles unités de croissance et de bourgeons floraux apparus suite à un apport d'azote aux arbres, relevés sur 30 unités de croissance terminales par arbre. Seules les relations linéaires significatives sont présentées. D'après [G11].

Ces résultats montrent que la fructification affecte la concentration en amidon dans les unités de croissance terminales du goyavier-fraise, et que cela affecte la floraison du cycle suivant. Ils suggèrent aussi que l'initiation et l'évocation florale ont lieu peu de temps avant le débourrement des bourgeons donnant naissance aux nouvelles unités de croissance. Sachant que la biomasse sèche des fruits immatures, deux mois avant la récolte, peut représenter 25% de la biomasse sèche totale du plant qui est un arbuste au volume ligneux réduit [A12], on peut penser que **les réserves en amidon du plant** sont fortement mobilisées par une production élevée et qu'elles **constituent un facteur d'alternance pour cette espèce**. Cependant, les fruits en croissance sont des puits actifs pouvant accroître le rendement de la photosynthèse qui participe alors de façon non négligeable au remplissage des fruits (Urban *et al.*, 2004). Cette hypothèse serait à explorer.

Le déclenchement de cycles de production avec de l'azote conduit à l'entretien, voire à l'amplification, du phénomène d'alternance de production. La solution pratique qui a été proposée et validée est l'éclaircissage manuel des fruits juste après la nouaison sur les arbres très chargés [I8] (Figure 12). Un retrait de fruits à la nouaison correspondant à une réduction de 20% du poids de récolte, sur un cycle de forte production, atténue l'alternance de production de façon durable. Cela suggère que le niveau de charge en fruits déclenchant l'alternance est élevé, et que la plage de charge en fruits où se détermine le comportement alternant ou non-alternant est réduite. L'alternance de production est moins marquée en milieu naturel où un repos végétatif de plusieurs mois suit la récolte, permettant de retrouver probablement un statut carboné satisfaisant avant la pousse florifère suivante [A13].

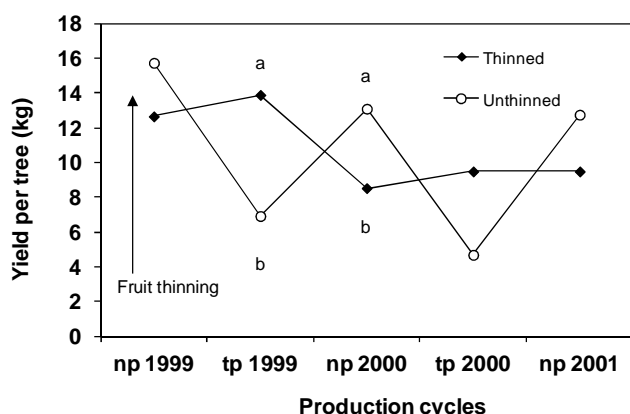


Figure 12. Evolution du rendement au cours de cinq cycles de production successifs, naturels (np) et déclenchés (tp), pour des goyaviers-fraises éclaircis ou non éclaircis lors du cycle naturel de production de 1999. Les données sont des moyennes de 8 arbres. Pour chaque cycle, les moyennes avec des lettres différentes sont significativement différentes ($P < 0.05$). Adapté de la communication [18].

IV.2- Effet de facteurs architecturaux sur l'apparition et le déroulement de la floraison.

Les asynchronismes de floraison inter-arbres, et surtout intra-arbre (Photo 1), observés en vergers monovariétaux de manguier **suggèrent que des facteurs endogènes à l'arbre affectent la floraison au niveau de son occurrence, de son intensité** (nombre d'inflorescences produites) **et de sa date d'apparition**, i.e. de sa phénologie, sur chaque unité de croissance terminale. Cette remarque peut également s'appliquer à la croissance végétative, c'est-à-dire à l'apparition de nouvelles unités de croissance sur les unités de croissance terminales. La nature de ces facteurs endogènes est cependant à préciser. **Une première piste va vers des facteurs structuraux de l'architecture.** En effet, une première étude [A7;16] m'a permis de montrer que la position relative de l'unité de croissance, apicale ou latérale par rapport à celle qui la porte, affecte les caractéristiques morphologiques de l'unité de croissance et sa probabilité de floraison, de fructification et de croissance végétative. Une unité de croissance apicale a un axe plus volumineux, plus feuillé et moins axialisé (Lauri et Kelner, 2001) qu'une unité de croissance latérale. Elle a une probabilité plus élevée de fleurir, de fructifier et de se ramifier.

Une seconde piste, plus originale, considère des facteurs liés à la composante temporelle de l'architecture, comme par exemple les dates d'apparitions des structures. L'architecture d'un arbre s'établit au cours du temps, ce qui suggère une composante temporelle dans sa mise en place, composante temporelle qui se traduit par la phénologie. Quelques travaux signalent ainsi des relations entre une composante structurelle de l'architecture, par exemple l'inclinaison d'un axe (Kikuzawa *et al.*, 1996) ou la position d'un bourgeon le long d'un axe (Champagnat *et al.*, 1971 ; Lauri, 2007), et la phénologie du débourrement végétatif sur cet axe ou de ce bourgeon. A l'inverse, une composante temporelle comme l'âge des axes peut affecter la croissance végétative chez le litchi (Costes, 1995). Enfin, cette composante temporelle de l'architecture est importante car elle présente des interactions avec les facteurs environnementaux. Ainsi, chez le manguier, l'induction florale est déclenchée par des températures fraîches sur des structures suffisamment âgées pour répondre à cette induction (Davenport, 2009).

L'objectif de ce travail de recherche a été d'**identifier les facteurs structuraux et temporels de l'architecture qui affectent la floraison et la croissance végétative chez le manguier**. L'unité de croissance est apparue comme une échelle pertinente pour ces deux phénomènes, et suffisamment fine pour permettre des regroupements à des niveaux plus élevés dans l'arbre (branches de différents ordres de ramification, charpentières). L'originalité de ces travaux résulte à la fois de l'objectif d'identifier les facteurs causant et entretenant les asynchronismes, et de la nature des facteurs recherchés, d'ordre structurel et temporel.

Cette thématique de recherche a démarré en 2003 et a donné lieu à une expérimentation conséquente pendant 3 ans (Encadré 5). J'ai encadré trois stages de fin d'étude d'ingénieur agronome pour l'acquisition des données et leur première analyse par cycle de production.

Encadré 5 - Dispositif expérimental de l'étude de l'effet de facteurs architecturaux sur l'apparition et le déroulement de la floraison

L'expérimentation a consisté en une description exhaustive, pendant leurs deux premiers cycles de production, du développement végétatif et reproducteur (floraison, fructification) de 7 cultivars de manguier, chacun étant représenté par cinq arbres (Figure 13). Ces cultivars ont été choisis pour leur port et leur caractère alternant contrastés. Plantés dans une même parcelle homogène en 2000, ils n'ont pas été taillés de la plantation à la fin des suivis afin de leur laisser exprimer leur développement architectural propre. Afin d'évaluer l'effet de la charge en fruits sur le développement végétatif et reproducteur au cycle suivant, deux des cinq arbres ont été éclaircis (retrait de tous les fruits) juste après la nouaison lors de chaque cycle. Toutes les unités de croissance terminales et sub-terminales de chaque arbre ont été identifiées et caractérisées lors du repos végétatif 2003, juste avant la première floraison. Ces unités de croissance puis celles apparues au cours des deux cycles suivants ont ensuite été décrites en utilisant trois types de traits relatifs à l'occurrence, à l'intensité et à la date de leur développement végétatif et reproducteur. Les traits qualitatifs sont la position relative de l'unité de croissance par rapport à celle qui la porte (apicale vs latérale), et son devenir (végétatif si elle ne donne que de nouvelles unités de croissance, ou reproductif si elle porte au moins une inflorescence). Les traits quantitatifs sont le nombre d'unités sœurs de chaque unité de croissance (portées par la même unité mère) ou le nombre d'inflorescences qu'elle porte. Les traits temporels sont la date de débourrement, i.e. d'apparition, de chaque unité de croissance, à l'échelle du mois, et les dates de pleine floraison des inflorescences qu'elle porte, à l'échelle de la quinzaine de jours. Les variables temporelles n'ont pu être notées que sur les unités de croissance de quatre cultivars, sur lesquels porte l'étude qui suit : Cogshall, José, Irwin et Kensington Pride. L'ensemble des données pour les cinq arbres des 7 cultivars suivis est structuré dans une base de données conséquente.

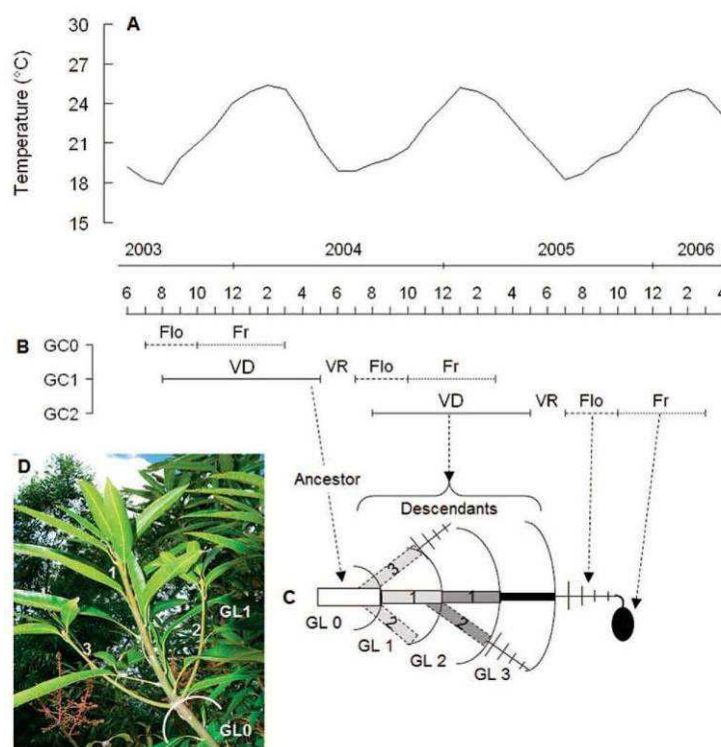


Figure 13. Températures mensuelles moyennes dans le verger d'étude et relations temporelles et topologiques des unités de croissance successives au cours du développement du manguier. GC: cycle de production, comprenant une phase de développement végétatif (VD), une phase de repos végétatif (VR), la floraison (Flo) et la croissance des fruits (Fr). Les unités de croissance sont schématisées en (C). Les unités de croissance d'un cycle forment des étages de croissance (GL) successifs. D'après [A1].

La base de données acquise a donné lieu à une première analyse dans l'objectif de rechercher des facteurs endogènes affectant la floraison et la croissance végétative à travers un stage de master 2 en ingénierie mathématique. Ce travail a été approfondi et finalisé au cours de la thèse d'Anaëlle Dambreville (2009-2012). La thèse a été dirigée par Pierre-Eric Lauri, INRA, équipe AFEF de l'UMR AGAP, avec qui je collabore depuis le début de mon activité sur manguier. Une collaboration a également été développée avec l'équipe CIRAD/INRA/INRIA Virtual Plants de l'UMR AGAP. J'ai co-encadré la thèse avec Yann Guédon, mathématicien de l'équipe Virtual Plants. Ces travaux ont donné lieu à deux publications [A1;A7], deux communications avec actes [G4;G6] et deux communications sans acte [I4;I6]. Ces publications et communications sont toutes cosignées avec les étudiants concernés. La base de données constituée est loin d'avoir été entièrement exploitée et elle contribuera à répondre à de nombreuses autres questions de recherche (voir notamment le chapitre II de la partie III de ce mémoire). Elle a été transformée au format Multiscale Tree Graph (MTG) par l'équipe Virtual Plants avec l'aide d'Anaëlle Dambreville, ce qui permet à différents chercheurs d'exploiter cette base, en particulier pour travailler sur la modélisation des structures arborescentes [I1].

L'analyse de ces données nous a amenés à construire deux modèles conceptuels qui visent à donner une vue cohérente du développement végétatif pour l'un, et reproducteur pour l'autre (Figure 14). Chaque modèle est constitué de modèles linéaires généralisés (GLM) qui modélisent les dépendances entre une variable réponse et des facteurs explicatifs. Les variables réponses sont les traits qui décrivent le développement végétatif ou reproducteur en termes d'occurrence, d'intensité et de date (Encadré 5). Pour réaliser les GLMs, ces traits ont été codés en variables binaires pour les traits qualitatifs (distribution associée : binomiale), en variables de comptage pour les traits quantitatifs (distribution associée : Poisson) et en variables ordinales pour les traits temporels (distribution associée : multinomiale ordinale). La cascade de GLMs est ordonnée et ils sont conditionnés entre eux par la réponse 1 des modèles binomiaux. Ainsi, le développement végétatif est modélisé de la façon suivante (Figure 14 A) : une unité de croissance mère va-t-elle débourrer ou pas, c'est-à-dire donner naissance à au moins une unité de croissance fille (premier modèle binomial) ? Si oui, à quelle date (modèle multinomial ordinal) ? S'il y a débourrement, y a-t-il apparition d'au moins une unité de croissance fille en position latérale (second modèle binomial) ? Si oui, combien y a-t-il d'unités de croissance filles en position latérale (modèle de Poisson) ? Le modèle conceptuel de développement reproducteur suit le même principe et est un peu plus simple (Figure 14 B).

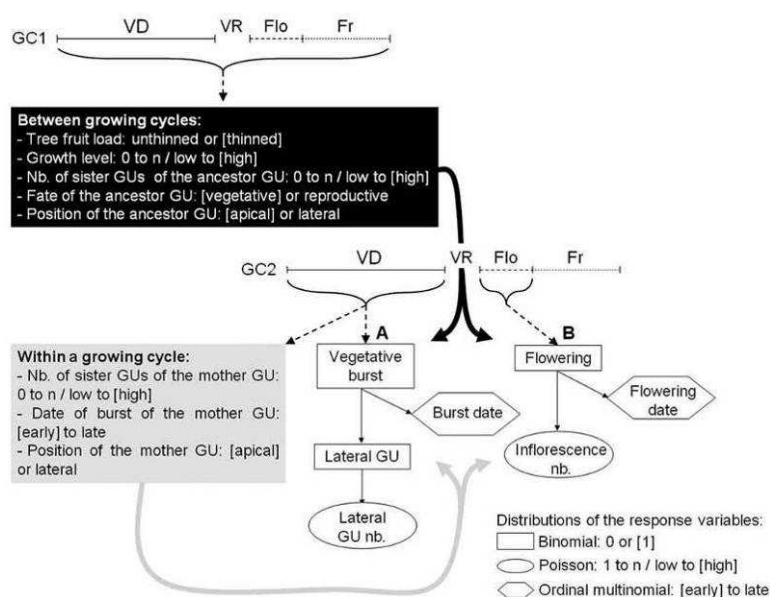


Figure 14. *Modèles conceptuels de développement végétatif (A) et reproducteur (B) du manguier. Chaque modèle est constitué de modèles linéaires généralisés (GLM, boîtes de formes différentes correspondant aux distributions statistiques sous-jacentes) ordonnés. La variable réponse de chaque GLM est inscrite dans la boîte et les facteurs sont soit relatifs au cycle de production en cours (boîte grise), soit relatifs au cycle de production précédent (boîte noire). D'après [A1].*

Afin d'identifier des facteurs causant et entretenant les asynchronismes, des facteurs explicatifs de nature structurale et temporelle ont été choisis pour les GLMs. Pour tenir compte des interactions possibles au sein d'un cycle de production et entre cycles de production, deux groupes de facteurs ont été considérés (Figure 14) de façon indépendante, i.e. une analyse a été réalisée sur le développement végétatif et reproducteur avec chacun de ces groupes de facteurs. Le premier groupe, relatif au cycle de production, considère comme facteurs des caractéristiques structurales (position relative, nombre de sœurs) et temporelle (date d'apparition) de l'unité de croissance mère. Le second, relatif à l'effet d'un cycle de production sur le suivant, considère comme facteurs des caractéristiques structurales à l'échelle de l'arbre (charge en fruits), à l'échelle de l'étage de croissance (son numéro d'ordre) et à l'échelle de la dernière unité de croissance du cycle précédent appelée unité ancêtre (son nombre de sœurs, sa position relative et son devenir, végétatif ou reproducteur). Le premier groupe rassemble des facteurs qui ont un effet potentiel à courte distance (relation mère-fille d'ordre 1) et court terme sur les variables réponses végétatives et reproductives au sein d'un cycle. Le second groupe rassemble des facteurs qui ont un effet potentiel à longue distance (jusqu'à l'ordre 5 dans notre cas) et long terme (jusqu'à un an) sur les variables réponses végétatives et reproductives du cycle suivant.

Les résultats, synthétisés sur la Figure 15, mettent en évidence les effets de différents facteurs sur les composantes du développement végétatif et reproducteur, effets qui sont soit communs aux quatre cultivars, soit spécifiques à certains cultivars, sur les deux cycles de production. Ces interactions sont soit structurelle-structurelle ou temporelle-temporelle quand variable réponse et facteur explicatif sont de même nature, soit temporelle-structurelle ou structurelle-temporelle quand ils sont de natures différentes. Il apparaît chez le manguier des interactions fortes entre la structure et la phénologie, et l'origine des asynchronismes pourrait être recherchée au niveau de la structure (interactions structurelle-temporelle et inverse), mais aussi au niveau de la phénologie des unités de croissance (interactions temporelle-temporelle). Les interactions mises en évidence ont été analysées finement, en essayant autant que possible d'identifier des relations de causalité, en se basant sur la précédence topologique et temporelle des événements. Par exemple, une unité de croissance apparaît, topologiquement et temporellement, avant ses éventuelles inflorescences. Si une relation est établie entre une variable réponse relative à la floraison (e.g. son occurrence) et un ou des facteurs relatifs à l'unité de croissance portant la floraison (e.g. sa position relative ou sa date d'apparition), on peut penser que la relation est plus une relation de causalité des facteurs sur la variable réponse, qu'une simple association statistique entre facteurs et variable réponse.

Cette analyse fine met en avant trois processus, qui sont présentés ici de façon générale, mais qui peuvent varier en fonction des cultivars :

- **Des facteurs structurels déterminent partiellement la variabilité phénologique au sein de la canopée et sont probablement à l'origine des asynchronismes intra-arbre et inter-arbres** à travers des phénomènes de compétitions entre développement reproducteur et végétatif. Par exemple, la charge en fruits, qui varie d'un arbre à l'autre, apparaît comme un déclencheur d'asynchronismes végétatifs et reproducteurs inter-arbres, du fait de la compétition entre charge en fruits et croissance végétative ultérieure. A l'échelle de l'unité de croissance, le devenir (végétatif ou reproducteur) de l'unité de croissance ancêtre, ou la position relative de l'unité de croissance, sont des déclencheurs possibles d'asynchronismes intra-arbre.

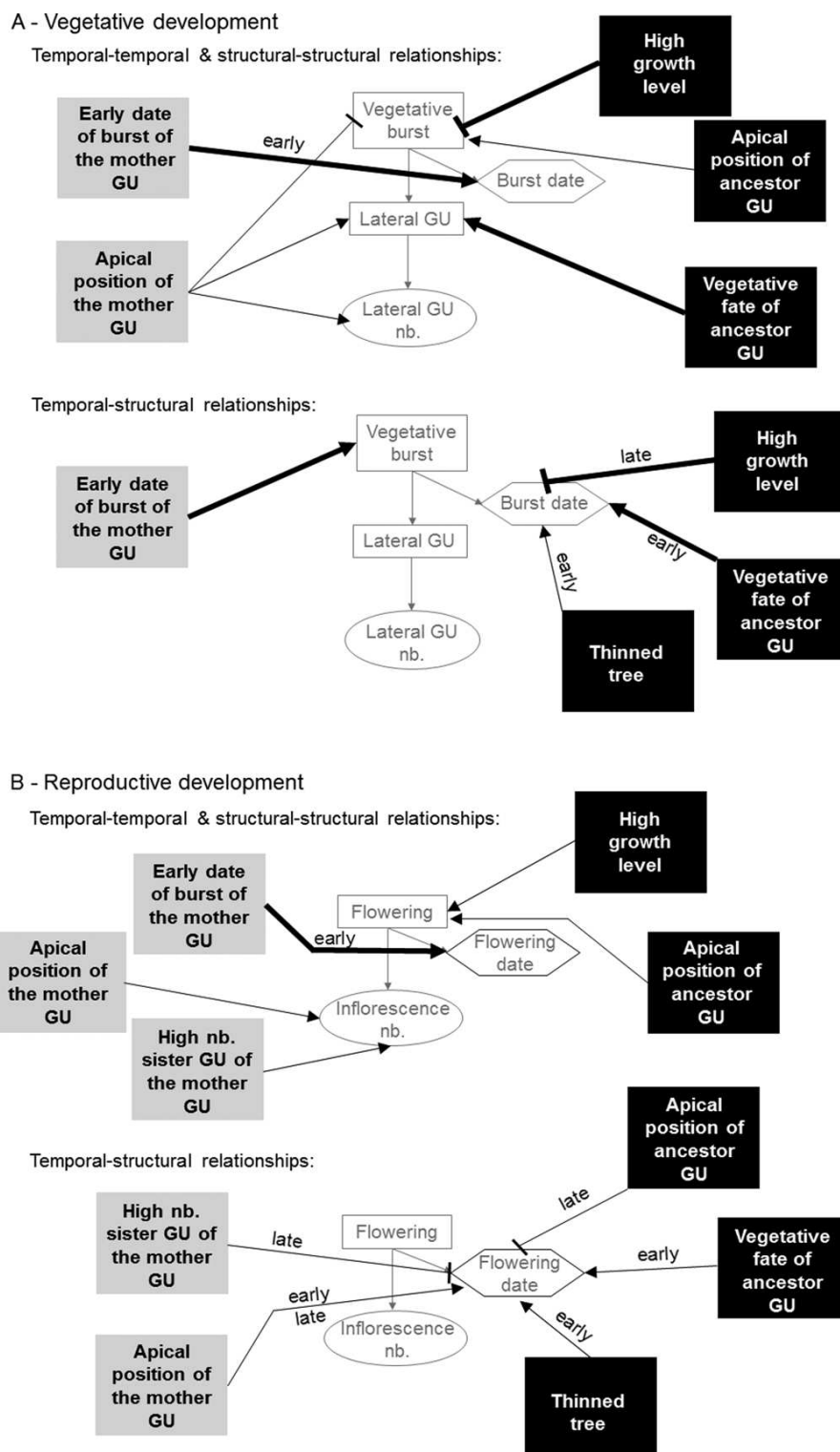


Figure 15. Effets des facteurs relatifs au cycle de production en cours (en gris) et au cycle de production précédent (en noir) sur le développement végétatif (A) et reproducteur (B) du manguiier. Les interactions temporelle-temporelle et structurelle-structurelle d'une part, et temporelle-structurelle d'autre part sont séparées. Les traits gras indiquent des effets communs aux quatre cultivars sur les deux années, les traits fins indiquent des effets spécifiques à au moins deux cultivars sur les deux années. Une flèche indique un effet positif et un T indique un effet négatif. D'après [A1].

- **Des rythmes endogènes maintiennent les asynchronismes au sein de la canopée.** Il a ainsi été mis en évidence un rythme endogène moyen d'apparition des unités de croissance successives d'environ 2 mois, qui est indépendant des conditions climatiques, mais qui peut être affecté par une forte charge en fruits. Un décalage dans le mois d'apparition de deux unités de croissance va ainsi se maintenir, en moyenne, dans le temps du fait de ce rythme endogène. De la même façon, nous avons montré que la durée entre l'apparition d'une unité de croissance susceptible de fleurir et sa date de demi-floraison est d'environ 7 mois. Ce rythme permet de comprendre comment des asynchronismes végétatifs deviennent des asynchronismes reproducteurs au moment de la floraison.
- **La floraison est affectée, en occurrence, intensité et date, par des facteurs temporels et structurels, en interaction avec des facteurs environnementaux.** L'âge de l'unité de croissance a un effet sur sa probabilité de floraison (Davenport, 2009), ce que nous retrouvons dans nos résultats. Ainsi, des unités de croissance situées en position terminale dans la structure au moment du repos végétatif, c'est-à-dire susceptibles de fleurir, et qui sont trop âgées ou trop jeunes ont des probabilités plus faibles de fleurir. Les températures fraîches hivernales étant nécessaires à l'induction florale, il doit y avoir synchronisme entre l'âge des unités de croissance compatible avec la capacité à fleurir, et la fenêtre climatique présentant des températures inductives de la floraison. Par ailleurs, la position relative de l'unité de croissance ou son nombre de sœurs a un effet sur le nombre d'inflorescences produites.

Ces travaux ont donc permis d'identifier des facteurs structurels et temporels, à l'échelle de l'arbre et de l'unité de croissance, qui jouent un rôle dans le déclenchement et le maintien des asynchronismes phénologiques intra-arbre et inter-arbres, et donc de mieux comprendre ce phénomène. Ces facteurs peuvent avoir des effets à longue distance et long terme. C'est le cas par exemple de la position relative ou du devenir, végétatif ou reproducteur, de l'unité de croissance ancêtre qui affecte structurellement et temporellement le développement végétatif et reproducteur qui en est issu au cycle suivant (Figure 15). Ainsi l'effet n'est pas seulement d'ordre 1 (d'une unité de croissance sur ses filles) mais peut atteindre l'ordre 5, sur une durée de plus d'un an, car il concerne l'effet d'un cycle de production sur l'ensemble du cycle suivant.

Il apparaît des interactions fortes, structurelles et temporelles, entre développement végétatif et reproducteur. Une conséquence est que l'alternance de floraison et de production peut trouver son origine dans ces interactions, qui auraient donc un rôle sur le phénomène des asynchronismes et sur celui de l'alternance. Par exemple, une forte charge en fruits sur un arbre une année va entraîner un développement végétatif réduit et tardif au cycle suivant, ce qui ne favorise pas une floraison importante. Cette succession reprend les mêmes éléments que les hypothèses sur l'effet des réserves carbonées sur l'alternance (Encadré 3). Ces approches sont complémentaires, avec une hypothèse fonctionnelle carbonée pour expliquer les interactions structurelles et temporelles observées. C'est une piste de recherche qui reste à approfondir (voir le chapitre II de la partie III de ce mémoire). Une autre conséquence est que s'intéresser à la floraison en elle-même pour en comprendre les déterminants n'est pas suffisant puisqu'une partie de ces déterminants se trouve dans le développement végétatif du début de cycle et dans le cycle de production précédent. Il importe donc d'avoir une vision plus globale de l'histoire du développement récent de chacune des structures. En effet, le devenir ou la position relative d'une unité de croissance ancêtre influence son développement végétatif et le comportement reproducteur de ces unités de croissance au cycle suivant, conduisant à des structures ramifiées ayant des comportements végétatif et reproducteur homogènes.

Une espèce tropicale comme le manguier est particulièrement adaptée à l'étude des asynchronismes car il n'y a pas de véritable repos phénologique contraint par des conditions environnementales défavorables. En milieu tempéré, le repos hivernal et les différents niveaux de dormance des bourgeons associés mettent à zéro le cycle phénologique des arbres, avec un démarrage de la floraison ou du développement végétatif synchrone à l'échelle de l'arbre ou d'un verger homogène dès que les conditions environnementales, notamment la température, le permettent.

Les résultats obtenus suggèrent que la limitation des asynchronismes phénologiques à l'échelle d'un verger passe par une charge en fruits homogène entre les arbres, et la synchronisation de la croissance végétative et/ou de la floraison par des pratiques culturales adaptées. Des expérimentations ont été engagées dans ce sens, sur station de recherche et chez des producteurs, à travers différents projets qui sont encore en cours pour certains. Sans entrer ici dans les détails de ces travaux et de leurs résultats, les pratiques culturales testées sont la suppression d'inflorescences (projet PFI mangue), la taille (projets PFI mangue et PIMAN) ou la gestion de l'irrigation (projet EcoFrut).

Une conclusion de ces travaux sur la recherche de facteurs endogènes affectant la floraison et sa phénologie est que l'on ne peut s'intéresser à la floraison seule, et qu'une partie de ses déterminants est liée à la croissance végétative précédente [cf aussi **A7**]. Afin d'approfondir les questions de recherche sur les interactions, structurelles et temporelles, entre développement végétatif et reproducteur, il est indispensable d'avoir des outils pour caractériser le développement végétatif précédant la floraison, d'un point de vue structurel et temporel. Ces outils doivent être non destructifs si l'on souhaite relier ces caractéristiques avec l'occurrence, l'intensité et la date de floraison suivante. La caractérisation temporelle peut être réalisée par des suivis réguliers afin de relever les dates d'apparition des nouvelles unités de croissance. La caractérisation structurelle recouvre différentes variables ayant des implications fonctionnelles différentes (nombre de feuilles, surface foliaire, biomasse, longueur ou volume des axes, ...). La mesure directe et non-destructive de certaines variables (surface foliaire, biomasses des axes et des feuilles) n'est pas possible, rendant indispensable l'utilisation de méthodes indirectes d'estimation. J'ai développé pour cela des outils, basés sur l'allométrie, qui permettent d'estimer la surface foliaire ou la biomasse sèche des axes ou totale de systèmes ramifiés formés au cours d'un cycle de production, à partir d'une mesure de diamètre d'axe. Ces travaux sont présentés dans le chapitre suivant consacré à l'allométrie.

V- L'allométrie : un même outil pour plusieurs objectifs, à utiliser à bon escient

Ce chapitre ne concerne pas à proprement parler l'étude de l'alternance de floraison ou des asynchronismes phénologiques. Comme le chapitre consacré aux modèles thermiques, il est plutôt méthodologique, et ces travaux ont apporté des résultats d'intérêt valorisés par des publications [**A5**; **A8**]. J'ai choisi de les présenter car ils m'ont permis de développer une compétence sur ces méthodes pour aborder différentes questions de recherche, présentées et resituées dans leur contexte scientifique à la fin de cette introduction, et de préciser des aspects méthodologiques peu discutés dans la littérature.

L'allométrie est une relation mathématique spécifique, de type puissance, reliant deux dimensions d'un même organisme. Ces dimensions peuvent être étudiées soit au cours de la croissance de l'organisme (par exemple quelle est la relation entre la taille et le poids d'un organisme au cours de sa croissance ?), soit au sein d'une population d'un âge donné (par exemple quelle est la relation entre la taille et le poids d'un organisme à l'âge adulte ?). La forme générale de la relation allométrique est :

$$y = \beta \cdot x^\alpha$$

où x et y sont les variables et α et β sont des paramètres. L'exposant α (>0) est généralement appelé coefficient allométrique (allometric coefficient) ou coefficient d'échelle (scaling coefficient). Sa valeur détermine la forme de la relation allométrique. Si $0 < \alpha < 1$, la variable y croît moins rapidement que x , la relation est dite allométrique négative. Si $\alpha = 1$, il y a proportionnalité entre y et x , cette relation particulière est dite isométrique. Si $\alpha > 1$, la variable y croît plus rapidement que x , la relation est dite allométrique positive.

L'étude des relations allométriques passe par leur linéarisation avec une transformation logarithmique des deux variables x et y :

$$\ln(y) = \alpha \cdot \ln(x) + \delta$$

où l'intercept $\delta = \ln(\beta)$ est appelé la constante allométrique. La pente de cette relation linéaire est le coefficient allométrique α .

L'étude de relations allométriques poursuit en général **deux objectifs spécifiques**. Le premier est l'utilisation de ces relations dans **un objectif prédictif**, pour prédire la valeur de y connaissant celle, mesurable, de x . Cet objectif concerne principalement l'agronomie ou les sciences forestières pour prédire de façon non destructive, à partir d'une variable x aisée à mesurer, une dimension y difficile d'accès ou nécessitant une mesure destructive. Cela va de l'estimation de la surface de feuilles à partir de leur longueur ou de leur longueur et largeur (Gamper, 2005 ; Guisard *et al.*, 2010), à l'estimation de la biomasse ou du volume de bois d'un arbre à partir d'une mesure de diamètre du tronc (Ek, 1979 ; Porté *et al.*, 2002 ; Komiyama *et al.*, 2005). **Le second objectif est l'étude de la relation fonctionnelle existant entre les variables y et x** . Il concerne plus particulièrement les champs disciplinaires de l'écologie, notamment l'écologie évolutive (White, 1983 ; Harvey et Pagel, 1991 ; Enquist et Niklas, 2001 ; Preston et Ackerly, 2003 ; Wright *et al.*, 2007).

La méthode d'analyse des relations allométriques dépend de l'objectif poursuivi (Warton *et al.*, 2006). Dans un objectif de relation prédictive, l'estimation des paramètres α et δ de l'équation linéarisée est réalisée classiquement par la méthode des moindres carrés qui consiste à rechercher la droite d'ajustement qui minimise les écarts sur la variable prédite y . Dans un objectif de relation fonctionnelle, il n'y a pas d'hypothèse *a priori* de dépendance entre les deux variables (pas de distinction entre une variable observée et une variable prédite). Dans ce cas, l'estimation des paramètres utilise la méthode des moindres rectangles (Standardized Major Axis ou SMA) avec éventuellement des variantes sur le centrage et la réduction des données. Elle consiste à minimiser la somme des carrés des distances orthogonales entre les points et la droite d'ajustement, ne conférant ainsi aucun poids particulier à la réduction des écarts sur une des deux variable.

L'allométrie apparaît donc comme un outil puissant, utile dans différents champs disciplinaires, mais dont la mise en œuvre doit être raisonnée en fonction des objectifs poursuivis. C'est ce que je voudrais illustrer dans ce chapitre, avec l'exemple d'un même jeu de données qui a été analysé à l'aide de relations allométriques, d'une part dans un objectif de prédiction de caractéristiques structurelles de systèmes ramifiés à partir d'une mesure simple et non destructive [A5;I5], ce qui est une conséquence des résultats du chapitre précédent sur les relations entre croissance végétative et floraison. D'autre part, l'analyse a été réalisée dans un objectif d'étude fonctionnelle de la distribution de la biomasse entre feuilles et axes de systèmes ramifiés, en lien avec des caractéristiques hydrauliques et mécanique de ces axes, afin de tester si ce genre de relations, établies en écologie entre espèces ou groupes d'espèces, existe au niveau infraspécifique des cultivars [A8].

V.1- Allométrie prédictive : estimation de caractéristiques structurelles de systèmes ramifiés à partir d'une mesure de diamètre

Cette étude est une conséquence des conclusions du chapitre précédent. Il s'agissait de mettre au point un outil permettant d'estimer de façon non destructive la surface foliaire, la biomasse des axes et la biomasse totale de systèmes ramifiés correspondant au développement végétatif d'un cycle de production, i.e. l'ensemble des unités de croissance (qui peut être éventuellement une seule) mises en place par croissance apicale d'axe et ramification au cours d'un cycle de production à partir d'un bourgeon végétatif du cycle précédent. La variable prédictive, facile d'accès et non destructive, est la section transversale à la base de l'unité de croissance proximale du système ramifié, calculée à partir d'une mesure de son diamètre (Photo 10). Ces variables seront appelées par la suite section basale et diamètre basal respectivement. Elles sont classiquement utilisées pour ce genre d'estimation à l'échelle d'arbres ou de grosses branches (e.g. Shinozaki *et al.*, 1964), mais très peu de travaux se sont intéressés à l'échelle de la pousse de l'année. Les hypothèses testées étaient qu'il existe des relations allométriques entre les trois variables d'intérêt et la section basale du système ramifié, et que ces relations dépendent du cultivar, mais pas de l'année et du site. Compte tenu de l'objectif d'utilisation de ces relations, une attention particulière a été portée à leur validation, à leur qualité prédictive et à l'explication des écarts qui pourraient être observés. Cette étude a donné lieu à une publication [A5] et à une communication sans acte [I5].

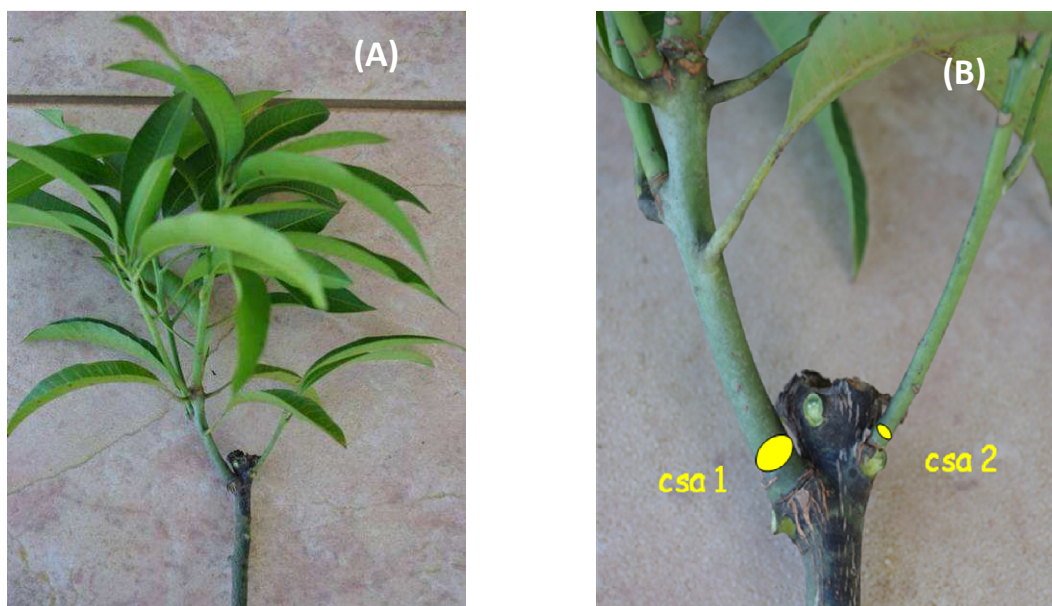


Photo 10. Unité de croissance du cycle précédent portant deux systèmes ramifiés de l'année, formés de quatre et une unités de croissance filles respectivement (A). Un gros plan (B) montre où est mesurée la section basale (csa) de chaque système ramifié, variable prédictive de la surface foliaire, de la biomasse des axes et totale de chaque système ramifié. Adapté de la communication [I5].

Cette étude a été réalisée avec quatre cultivars, Cogshall, José, Irwin et Kensington Pride plantés dans un même verger. Pendant trois années successives, 9 à 11 systèmes ramifiés ont été collectés sur 3 à 5 arbres par cultivar au moment du repos végétatif en juin. Ils ont été choisis de façon à avoir une large gamme de diamètres basaux. En tout, 29 à 31 systèmes ramifiés, comportant de 1 à 16 unités de croissance, ont été collectés par cultivar. Leur diamètre basal a été mesuré au champ avant leur prélèvement. Au laboratoire ont été mesurées la surface foliaire totale portée par le système ramifié, la biomasse sèche totale du

système ramifié et la biomasse sèche de ses axes uniquement. Cette base de données a également été utilisée pour l'analyse fonctionnelle présentée dans le sous-chapitre suivant. Des données ont également été acquises pour valider les relations allométriques. Il s'agit de mesures similaires aux précédentes, réalisées lors d'une quatrième année pour les quatre cultivars dans le verger précédent, et dans des vergers de production localisés dans l'ouest de l'île pour les cultivars Cogshall et José.

Un modèle allométrique a été construit par ajustement linéaire basé sur la méthode des moindres carrés pour chaque variable d'intérêt, avec la section basale comme variable prédictive. Les effets du cultivar, de l'année et du site sur la pente et l'intercept des modèles ont été testés par analyse de covariance. **Les qualités attendues d'un modèle prédictif sont la précision et l'absence de biais.** Différentes statistiques ont été calculées afin d'évaluer la précision et le biais de chaque modèle (Mayer et Butler, 1993 ; Parresol, 1999 ; Walther et Moore, 2005), en complément des analyses visuelles classiques de comparaison graphique des valeurs observées et estimées.

Les résultats montrent que **les modèles allométriques construits permettent une bonne estimation des trois variables d'intérêt à partir de la section basale** (Figure 16). Aucun effet site n'a été mis en évidence, et l'effet année est significatif pour deux cultivars, mais il est négligeable et non corrélé aux variables climatiques et au développement ontogénétique. Le cultivar a par contre un effet significatif sur l'intercept de chaque modèle, mais pas sur la pente. Cet effet cultivar a conduit à l'estimation d'un modèle par variable d'intérêt et par cultivar. Les pentes sont en général supérieures à 1, dénotant une allométrie positive. Cependant, il apparaît une relation isométrique entre la surface foliaire et la section basale pour trois cultivars, ce qui est cohérent avec les prédictions de modèles hydrauliques comme le Pipe Model (Shinozaki *et al.*, 1964). **Les modèles par cultivar ont de meilleures qualités prédictives que les modèles communs aux 4 cultivars, avec notamment un biais plus faible.** Les jeux de données de validation montrent que les modèles se comportent de façon satisfaisante dans d'autres conditions environnementales et de culture.

Le domaine de validité de ces modèles est pour le moment l'île de la Réunion (ils demandent à être validés sur ces mêmes cultivars dans d'autres lieux), et des systèmes ramifiés dont le diamètre basal se trouve dans la gamme de diamètres basaux utilisés pour la calibration, gamme qui était large et représentative de ce qui est observé en verger. Il est important de noter que **la transformation-retour, de données logarithmiques vers des données arithmétiques exprimées en unités initiales, n'est pas directe.** Elle implique un facteur de correction lié au non maintien de la normalité des variables par la transformation logarithmique (Baskerville, 1972 ; Sprugel, 1983 ; Parresol, 1999). Les paramètres des modèles par cultivar donnés dans le tableau 3 de la publication [A5] incluent cette correction et peuvent être directement utilisés pour des estimations.

Malgré de très bon ajustements linéaires avec les données log-transformées (Figure 16A), **les statistiques sur la qualité des modèles montrent qu'ils n'ont qu'une capacité moyenne à prédire correctement des variables d'intérêt en valeur arithmétique**, c'est-à-dire après transformation-retour dans les unités initiales. Cette capacité moyenne est liée à la variabilité des données autour du modèle en valeurs arithmétiques (Figure 16C,D). Nous avons proposé l'hypothèse que **cette capacité moyenne de prédiction est inhérente aux modèles allométriques qui prédisent des caractéristiques végétales à l'échelle de systèmes ramifiés de l'année, en lien avec deux sources potentielles pour la variabilité résiduelle observée, l'une au niveau biologique et l'autre au niveau statistique.**

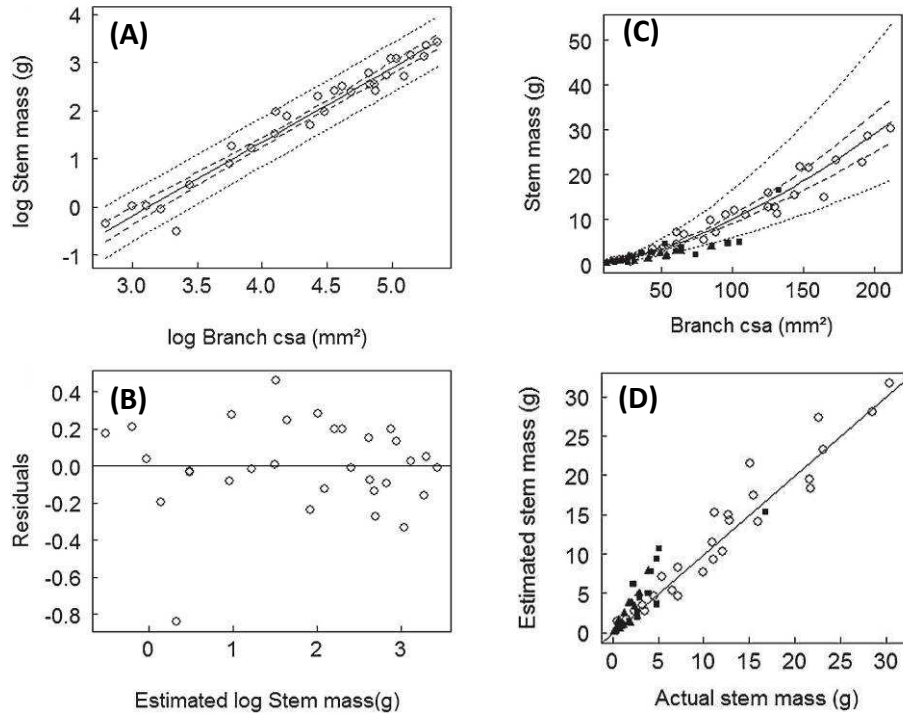


Figure 16. Ajustement linéaire par les moindres carrés entre les données log-transformées de la biomasse sèche des axes du cultivar Cogshall et leur section basale, $n=31$ (A), et distribution des résidus de cet ajustement (B). Validation du modèle allométrique d'estimation de la biomasse sèche des axes à partir d'une mesure de la section basale pour la variété Cogshall, avec les données de calibration (cercles) et les données indépendantes de validation (triangles noirs) (C). Première bissectrice et relation entre les valeurs observées et les valeurs estimées de la biomasse sèche des axes, pour les données de calibration (cercles) et les données indépendantes de validation (triangles noirs) (D). Les régions de confiance à 95% de la moyenne et des valeurs individuelles sont figurées sur les graphes A et C. Adapté de [A5].

Les relations allométriques entre la taille d'un axe et la surface foliaire ou les biomasses foliaires et ligneuses qu'il supporte sont affectées par deux fonctions biologiques des axes : une fonction de support mécanique des entités ligneuses, feuillées et reproductrices portées par l'axe, et une fonction conductrice des flux hydrauliques (Taneda et Tatenno, 2004)[A8]. Sur de larges structures établies comme un arbre entier ou de grosses branches, ces deux fonctions dominent et des relations allométriques précises sont le plus souvent observées (Suzuki et Hiura, 2000). Par contre, **des structures jeunes comme les pousses de l'année présentent deux autres fonctions ; d'une part l'augmentation de la surface foliaire de l'arbre de façon à maximiser l'assimilation carbonée, et d'autre part l'exploration de nouveaux espaces** pour une croissance future. D'ailleurs, la plupart des pousses de l'année meurent au bout de quelques mois ou années, ce qui leur a valu l'appellation d'entités jetables' servant à exposer des feuilles pendant quelques saisons (Suzuki et Hiura, 2000). Ces fonctions spécifiques impliquent que les pousses de l'année sont plastiques, de façon à adapter leur structure à leurs fonctions et à leur environnement local. **Cette plasticité, liée à ces fonctions spécifiques, est probablement une source de variabilité dans les relations allométriques impliquant des pousses de l'année** comme ce fut le cas dans notre étude.

L'hétéroscédasticité est une règle générale pour des variables quantitatives telles que biomasse, longueur, surface foliaire, et pour les relations allométriques qui s'y réfèrent (Harvey et Pagel, 1991). Nos données confirment cette règle (Figure 16C,D) et leur plus forte dispersion pour les grandes valeurs traduit un modèle allométrique nonlinéaire avec un terme

d'erreur multiplicatif. La transformation logarithmique des variables linéarise le modèle et le terme d'erreur devient additif, conférant de l'homoscédasticité au modèle (Figure 16A,B) qui peut alors être estimé par régression linéaire. Cependant, **la transformation-retour vers les valeurs arithmétiques estimées entraîne une augmentation exponentielle des erreurs pour les grandes valeurs, restaurant l'hétéroscédasticité inhérente à ces données.** Un moyen de réduire cette variabilité serait d'introduire d'autres variables prédictives. Cependant, dans un souci de facilité et de rapidité d'accès aux mesures sur le terrain, et sachant que la section basale explique dans notre cas 86 à 96% de la variabilité observée, cette démarche ne présente pas d'intérêt majeur.

En conclusion, **les modèles allométriques par cultivar permettent d'estimer, à partir d'une mesure du diamètre basal, la surface foliaire, la biomasse sèche des axes et totale de systèmes ramifiés formés au cours du cycle de production.** La capacité prédictive de ces modèles est moyenne, en lien avec la nature du matériel végétal étudié, les pousses de l'année, et les caractéristiques statistiques des modèles. Cependant, les prédictions obtenues sont globalement satisfaisantes et ces modèles sont des outils intéressants pour quantifier de façon simple et non-destructive les caractéristiques structurelles du développement végétatif, afin, par exemple, et les mettre en relation avec la floraison (voir le chapitre II de la partie III de ce mémoire).

V.2- Allométrie fonctionnelle : distribution de la biomasse entre les feuilles et les axes de systèmes ramifiés en relation avec les caractéristiques mécaniques et hydrauliques des axes

Les relations allométriques entre la taille d'un axe et la taille des feuilles (biomasse, surface) qu'il porte sont un aspect important de l'allocation de la biomasse, sujet qui est très débattu en écologie de par son lien avec les stratégies adaptatives des plantes. La gamme de variation de ces relations est devenue une dimension importante des variations écologiques entre espèces ou groupes d'espèces (Westoby *et al.*, 2002 ; Wright *et al.*, 2007). Des différences écologiques, morphologiques ou phylogénétiques entre espèces ou groupes d'espèces n'affectent pas la pente de ces relations allométriques. A l'opposé, l'intercept de la relation diffère généralement entre espèces ou groupes d'espèces, et ces différences sont mises en relation avec les fonctions de support mécanique et de conduction hydraulique des axes. Nous avons fait l'hypothèse que de telles relations allométriques existent à l'échelle infra-spécifique du cultivar, et qu'elles sont affectées par le cultivar en relation avec des caractéristiques mécaniques et hydrauliques des axes qui leur sont propres. Le matériel d'étude était le système ramifié apparu au cours d'un cycle de production à partir d'un seul bourgeon. Ce travail a donné lieu à une publication [A8].

La base de données précédente (4 cultivars x 3 années) a été utilisée pour cette étude. Les données ont été complétées par des mesures indépendantes de conductivité hydraulique maximale et spécifique des axes de ces cultivars, et de leur densité comme variable mécanique. Différentes relations allométriques entre des caractéristiques des feuilles (biomasse et surface), des axes (biomasse) et du système ramifié total (biomasse et section basale) ont été étudiées après transformation logarithmique des variables, en utilisant la méthode des moindres rectangles pour laquelle un package R spécifique, SMATR, est sorti il y a quelques années (Warton et Ormerod, 2005).

De très bonnes relations allométriques ont été mises en évidence entre les traits étudiés pour chaque cultivar. Pour chaque relation, le cultivar a un effet significatif sur l'intercept mais pas sur la pente. Par ailleurs, les variables hydrauliques et mécanique mesurées varient entre cultivars. En particulier, **les variables hydrauliques varient étonnamment (Figure 17) dans des proportions aussi importantes que celles observées entre espèces d'un même genre ou appartenant à des familles différentes** (Cavender-Bares et Holbrook, 2001 ;

Jacobsen *et al.*, 2007). Les conductivités hydrauliques maximale et spécifiques sont plus faibles pour le cultivar José, et ses axes ont la densité la plus élevée. Un résultat très original est la mise en évidence de **trois corrélations significatives entre la valeur des intercepts de certaines relations et les caractéristiques hydrauliques et mécanique des axes** (Figure 17).

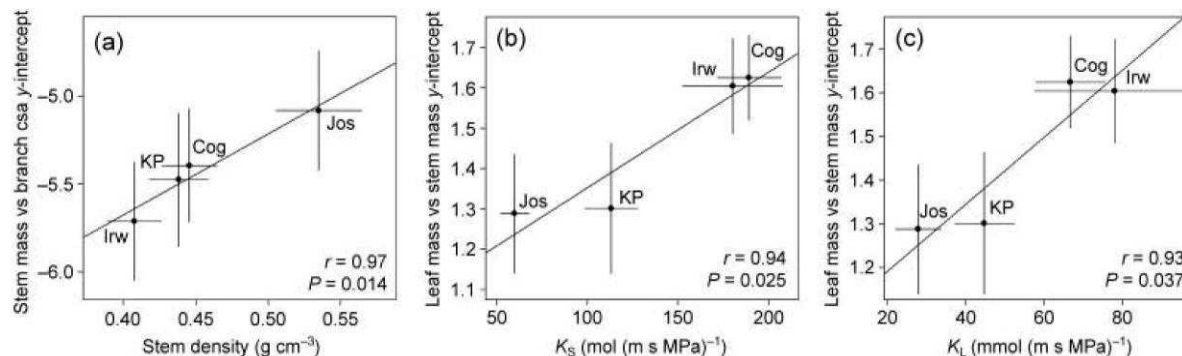


Figure 17. Corrélation entre l'intercept de la relation allométrique entre la biomasse sèche des axes du système ramifié et sa section basale et la densité des axes (a). Corrélation entre l'intercept de la relation allométrique entre la biomasse sèche des feuilles et la biomasse sèche des axes du système ramifié et la conductivité spécifique maximale des axes (b). Corrélation entre l'intercept de la relation allométrique entre la biomasse sèche des feuilles et la biomasse sèche des axes du système ramifié et la conductivité spécifique foliaire maximale des axes (c). Cultivars : Cogshall (Cog), Irwin (Irw), José (Jos) et Kensington Pride (KP). Les barres indiquent les intervalles de confiance à 95% des variables. D'après [A8].

Ces relations allométriques ont été utilisées pour calculer les biomasses théoriques de feuilles et d'axe portées par un système ramifié de section basale 100 mm^2 pour chacun des cultivars (Figure 18). Il apparaît un **double gradient d'allocation de la biomasse entre les cultivars, d'une part un gradient d'allocation de biomasse dans le système ramifié pour une même section basale, et d'autre part un gradient d'allocation de la biomasse entre axes et feuilles au sein du système ramifié**. Cogshall et José allouent une biomasse plus élevée dans le système ramifié que Irwin et Kensington Pride. D'autre part, Cogshall et Irwin allouent environ 3 fois plus de biomasse aux feuilles qu'aux axes, alors que ce rapport est de 2 environ pour José et Kensington Pride.

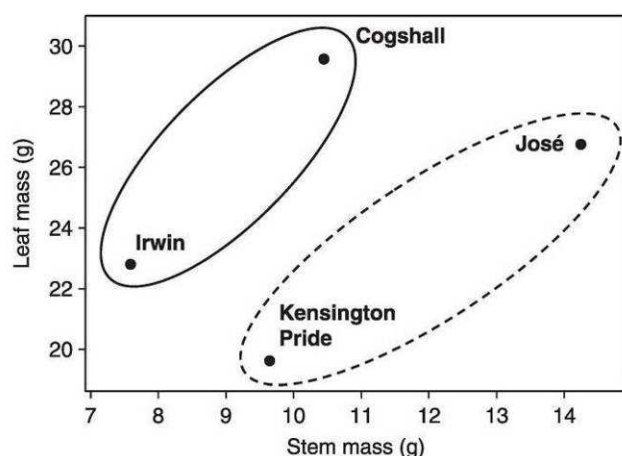


Figure 18. Biomasses sèches des feuilles et des axes estimées pour quatre cultivars de manguiers pour un système ramifié de 100 mm^2 de section basale. Les cultivars dans l'ellipse en ligne solide allouent plus de biomasse aux feuilles qu'aux axes par rapport aux cultivars dans l'ellipse en pointillé. D'après [A8].

Ces résultats montrent qu'il **existe de bonnes relations allométriques, pour un même cultivar, entre la taille des axes et la taille des feuilles des systèmes ramifiés, et que ces relations dépendent des caractéristiques hydrauliques et mécaniques des axes propres à chaque cultivar.** Cela confirme l'importance de ces deux fonctions pour l'allocation de biomasse vers le système ramifié et pour sa répartition entre les feuilles et les axes au sein de ce système. Les résultats suggèrent que ces relations fortes doivent être vues comme des lignes d'équivalence fonctionnelle déterminées par les caractéristiques hydrauliques et mécaniques des axes (Harvey et Pagel, 1991).

D'un point de vue pratique, **l'allocation différentielle de biomasse vers les systèmes ramifiés et entre les feuilles et les axes au sein de ces systèmes a probablement des conséquences sur l'architecture de chaque cultivar et son fonctionnement global.** En particulier, la forte diversité des caractéristiques hydrauliques et mécanique des axes suggère des comportements hydrauliques différents. La forte densité des axes de José et leur très faible conductivité hydraulique sont des indicateurs de systèmes vasculaires résistants à l'embolie, suggérant une meilleure tolérance au stress hydrique de ce cultivar. A l'opposé, la faible densité des axes de Cogshall et leur conductivité hydraulique élevée suggèrent que ce cultivar est sensible au manque d'eau. Les observations de terrain des deux cultivars dans des conditions sèches à la Réunion corroborent ces remarques. Des études sur la morphologie des vaisseaux conducteurs des différentes variétés et sur leur tolérance effective au stress hydrique permettraient d'affiner ces conclusions, et de pouvoir éventuellement proposer des indicateurs de tolérance au stress hydrique faciles d'accès, basés sur l'étude des relations allométriques entre feuilles et axes (Figure 17).

VI- Les interactions entre la phénologie de l'arbre fruitier et les bio-agresseurs.

En introduction, j'ai placé mon activité de recherche dans le cadre de la production fruitière intégrée qui repose sur la production de fruits de qualité, la réduction des impacts environnementaux et la viabilité économique des modes de conduite. Mes travaux se sont concentrés sur la floraison et deux problèmes qui lui sont rattachés : l'alternance de production et les asynchronismes phénologiques. Ces deux problèmes, pour lesquels j'ai présenté dans les chapitres précédents les principaux travaux de recherche que j'ai réalisés, concernent à première vue la production de fruits de qualité et la viabilité économique. Cependant, le problème des asynchronismes phénologiques est aussi en relation avec la réduction des impacts environnementaux. En effet, ces asynchronismes entraînent une persistance de stades sensibles aux bio-agresseurs dans le verger, nécessitant une protection, notamment chimique, prolongée. Limiter les asynchronismes par des pratiques culturales adaptées peut donc contribuer à limiter les impacts environnementaux en limitant dans le temps les phases de sensibilité aux bio-agresseurs. Cela suppose de mieux connaître les déterminants des asynchronismes phénologiques d'une part, les travaux présentés précédemment y contribuent, et le cycle biologique du bio-agresseur et ses interactions avec la phénologie de la plante d'autre part.

De façon à avoir une vue globale des interactions entre l'arbre fruitier et son environnement, y compris les bio-agresseurs, afin de mieux réfléchir les pratiques culturales à mettre en œuvre pour tendre vers les objectifs de la production fruitière intégrée, je me suis intéressé aux interactions entre la phénologie des arbres fruitiers et leurs bio-agresseurs. Après un premier travail sur le goyavier-fraise et les mouches des fruits [B3], une seconde étude, plus complète, a concerné le manguier et la cécidomyie des fleurs (Encadré 6). Je choisis de présenter ce dernier travail de recherche, sans trop développer la partie entomologique qui n'est pas l'objet de ce mémoire, pour éclaircir la nature de ces interactions et montrer en quoi une maîtrise des asynchronismes phénologiques à l'échelle du verger, basée sur une meilleure connaissance de leurs déterminants (chapitre IV de cette partie), peut permettre de

participer à la protection intégrée des vergers. De plus, les résultats des travaux sur le manguier et la cécidomyie des fleurs seront mobilisés dans le projet scientifique présenté dans la partie III de ce mémoire.

Encadré 6 – Les interactions entre la cécidomyie des fleurs du manguier et la phénologie de l'arbre

Après une hiérarchisation des principaux ravageurs du manguier à la Réunion [G3], il a été choisi d'entamer un travail de recherche sur la cécidomyie des fleurs, *Procontarinia mangiferae*, un ravageur d'importance économique, inféodé au manguier, présent dans plusieurs zones de production du monde et pourtant peu connu et peu étudié (Photos 11, 12, 13). Ce travail a constitué la thèse de Paul Amouroux, soutenue en juillet 2013, et qui porte sur l'acquisition de connaissances sur la bio-écologie et la dynamique des populations de la cécidomyie des fleurs du manguier afin de proposer des méthodes de protection des vergers alternatives à la protection chimique, qui est de toute façon reconnue inefficace (Barboza *et al.*, 2002). Un accent particulier a été mis sur les relations entre le ravageur et la phénologie du manguier. J'ai initié les travaux qui sont présentés, et j'ai développé des collaborations avec des collègues de l'UMR CIRAD/Université de la Réunion Peuplements Végétaux et Bio-agresseurs en Milieu Tropical (PVBMT) pour les réaliser. Samuel Nibouche, entomologiste, CIRAD, a dirigé la thèse, et je l'ai co-encadrée avec Hélène Delatte, entomologiste généticienne des populations, CIRAD. Par ailleurs, une collaboration avec Joël Chadoeuf, statisticien de l'INRA d'Avignon, a été relancée (voir chapitre III de cette partie) pour nous appuyer dans les travaux de modélisation. Ce travail a donné lieu pour le moment à trois publications [A2;A6] dont une est en finalisation [A18], et deux communications orales, dont une avec actes [G2;I3].

La cécidomyie des fleurs est un petit diptère (1-2 mm) capable de détruire la floraison d'un verger en quelques jours. La femelle pond ses œufs sur les inflorescences ou sur de jeunes feuilles. Les larves y pénètrent et entraînent la formation de galles (Photo 12). Le développement larvaire dure 6 à 13 jours, puis la larve s'éjecte de l'inflorescence ou de la feuille, tombe au sol où elle s'enfouit et peut soit entrer en diapause, soit achever son développement et donner un adulte en 7-10 jours. Les adultes vivent 2 à 3 jours, le temps de la reproduction (Prasad, 1971). Sur la base de ces connaissances bibliographiques, le travail de thèse s'est articulé autour de trois questions de recherche :

- sachant la diversité des conditions écologiques dans lesquelles se trouve le manguier à la Réunion, et la diversité des ressources pour les larves (inflorescences, feuilles, différents cultivars de manguier), existe-t-il une ou plusieurs espèces de cécidomyies des fleurs du manguier à la Réunion, et plus généralement quelle est la structure génétique des populations et quels facteurs la déterminent ?
- quelle est la stratégie de la cécidomyie des fleurs pour s'adapter à une ressource hétérogène dans le temps et dans l'espace ?
- quelle est la capacité de dispersion des cécidomyies des fleurs, et cette dispersion est-elle orientée par la ressource, i.e. les inflorescences et les jeunes feuilles ?

Je ne présente ici que les résultats en lien avec la discussion sur les interactions entre le ravageur et la phénologie de l'arbre. La première question de recherche a montré qu'une seule et même espèce est présente en verger à la Réunion tout au long de l'année, avec cependant des différences mensuelles marquées [A2]. Elle est abondante en hiver durant la floraison du manguier, et devient plus rare en été pendant la période de croissance végétative.

La seconde question de recherche se rapporte de façon générale aux stratégies de synchronisation entre les cycles de vie des cécidomyies et la phénologie de la plante hôte à laquelle elles sont le plus souvent inféodées. Cette synchronisation est d'autant plus importante que la durée de vie des adultes est courte (Yukawa, 2000). La diapause est une de ces stratégies (Uechi et Yukawa, 2006). La diapause de la cécidomyie des fleurs du manguier, très peu renseignée, a été étudiée. Les résultats montrent qu'une partie des larves de cécidomyie des fleurs entrent en diapause dans le sol à chaque cycle. Le taux de diapause n'excède pas 0.31 et varie avec la saison. Il est significativement plus élevé en été (0.21 – 0.31), pendant la saison chaude et l'absence d'inflorescence, qu'en hiver (0.04 - 0.12), période fraîche et de floraison du manguier. La durée de la diapause peut excéder un an. Des expérimentations en laboratoire, corroborées par des travaux en verger, ont montré que la durée de la diapause est plus courte, et que les émergences sont plus synchronisées à température fraîche (20°C) qu'élevée (26°C).



Photo 11. *Cécidomyie des fleurs du manguier, Procontarinia mangiferae, sur une fleur. Photo Antoine Franck, CIRAD.*



Photo 12. *Galles de cécidomyies des fleurs du manguier sur l'axe principal et les axes secondaires d'une inflorescence en cours d'élongation, et déformations associées. Photo Paul Amouroux, CIRAD.*



Photo 13. *Dessèchement complet des inflorescences en cours d'élongation causé par la cécidomyie des fleurs du manguier. Photo Paul Amouroux, CIRAD.*

La troisième question de recherche, relative à la capacité de dispersion des cécidomyies, est importante pour savoir si la protection de la culture doit être menée à l'échelle du verger, en cas de faible capacité de dispersion, ou si la protection doit être réalisée à l'échelle du territoire à cause d'une capacité de dispersion élevée. La question du pilotage des déplacements par la ressource est essentielle pour comprendre les interactions entre le ravageur et sa plante-hôte. Les contraintes liées à la petite taille et à la courte durée de vie du ravageur nous ont amené à adopter une démarche de modélisation pour traiter cette question dans laquelle je me suis le plus investi.

La modélisation a concerné le résultat de la dispersion des adultes (des femelles plus exactement), c'est-à-dire le nombre de larves produites par arbre et par date dans un verger non contaminé par des cécidomyies natives. Cette approche permet de prendre en compte l'hétérogénéité spatiale et temporelle de la ressource dans le verger puisque les manguiers ne présentant pas de ressource à un stade sensible à une date donnée ne produisent pas de larve. Elle met donc en relation le déplacement du ravageur, la disponibilité en ressources sur chaque arbre et à chaque date, i.e. sa phénologie, et les interactions entre le ravageur et la plante hôte (attractivité différenciée selon le stade phénologique de la ressource). Un modèle stochastique générique a été construit. Sans entrer dans les détails, il comporte les quatre étapes suivantes : (1) arrivée passive des femelles dans le verger, (2) vol actif des femelles dans le verger guidé par l'attractivité différenciée des différentes natures de ressource (jeune feuille, inflorescence, stade phénologique) et par la distance entre la ressource et le ravageur, (3) ponte et survie des larves dans

l'inflorescence, (4) chute des larves et interception par un piège à eau. Un dispositif de terrain spécifique a été mis en place pour acquérir des jeux de données pour paramétrer puis valider le modèle.

Il n'a pas été observé de front d'envahissement de la parcelle, mais une arrivée localisée sur les arbres présentant des ressources, même éloignés du verger voisin source de cécidomyies. L'estimation des paramètres montre que l'attractivité de la ressource pour le ravageur varie avec sa nature (inflorescence > feuille) et avec son stade phénologique pour les inflorescences. La distance d'attractivité au sein du verger est estimée à 6 m. La validation interne du modèle, avec le jeu de données ayant servi à le paramétrer, est satisfaisante, notamment pour le nombre de larves récupérées par piège et par date, c'est-à-dire en intégrant les hétérogénéités spatiale et temporelle de la ressource. Une publication scientifique sur ce travail est en cours de rédaction.

Ces travaux sur la cécidomyie des fleurs ont permis de préciser et de mieux comprendre les interactions complexes avec sa plante hôte le manguier. La probable co-évolution des deux espèces a favorisé **le développement de stratégies de vie, comme la diapause, maximisant la probabilité d'interaction entre la cécidomyie des fleurs et le manguier**, et donc son succès reproducteur. **La température apparaît comme un facteur décisif dans la synchronisation des cycles des deux espèces.** En hiver, les températures fraîches induisent la floraison du manguier. Le taux d'entrée en diapause de la cécidomyie des fleurs est alors faible et les températures fraîches sont favorables à la levée de diapause synchrone des larves diapausantes dans le sol, ce qui favorise le développement important de populations dans les vergers au moment de la floraison des manguiers. En été, le taux d'entrée en diapause est plus élevé et les températures chaudes limitent la levée de diapause tout en l'étalant dans le temps, maximisant ainsi, à l'échelle de la population, la probabilité pour les adultes de trouver des jeunes feuilles au stade végétatif favorable à la ponte. En effet, ce stade sensible est très court pour les feuilles (4-6 jours), alors que tous les stades du développement des inflorescences, qui dure 3 à 4 semaines, sont sensibles aux cécidomyies.

La phénologie du manguier est une composante essentielle de ces stratégies. Les résultats obtenus laissent penser que la synchronisation de la phénologie du manguier à l'échelle d'un verger peut contribuer à la limitation des populations du ravageur dans ce verger, notamment les larves diapausantes dans le sol, et peut également permettre une protection phytosanitaire de la floraison plus aisée, et moins impactante pour l'environnement car plus courte. La synchronisation phénologique doit concerner le développement végétatif et le développement reproducteur. Les résultats obtenus sur les déterminants architecturaux de la floraison (chapitre IV-2 de cette partie) indiquent que la charge en fruits de l'arbre et la nature reproductive ou végétative des UCs terminales (UCs ancêtres) au moment de la période de floraison sont des déterminants des asynchronismes végétatifs inter- et intra-arbre respectivement. Une floraison synchrone ne va donc pas entraîner un développement végétatif synchrone. A l'opposé, le rythme endogène moyen d'environ 7 mois entre l'apparition d'une unité de croissance susceptible de fleurir et sa date de demi-floraison suggère qu'un développement végétatif synchrone va avoir tendance à synchroniser la floraison suivante.

Pratiquement, cela implique des actions à deux niveaux. La plus importante est une opération technique visant à synchroniser la croissance végétative, le plus tôt possible dans la saison afin d'avoir des unités de croissance suffisamment âgées lorsque les températures fraîches permettent l'induction florale (voir chapitre IV-2). La taille des manguiers juste après la récolte, éventuellement accompagnée d'une fertilisation, est une opération pouvant conduire à cet objectif. La seconde action concerne la synchronisation de la floraison si celle-ci apparaît peu synchrone malgré la synchronisation de la croissance végétative précédente. La taille, la gestion de l'irrigation ou la suppression d'une seconde vague de floraison sont des opérations techniques pouvant être utilisées dans ce cas. Comme précisé dans le chapitre

IV-2, des expérimentations pour valider ces techniques ont déjà été réalisées ou sont en cours à travers différents projets que je mène ou dans lesquels je suis impliqué.

Ces expérimentations sont lourdes, et les effets des techniques testées sont évalués sur la réponse phénologique et productive de la plante, mais pas sur les populations ou les dégâts de cécidomyie des fleurs. Vu la complexité du système manguier-cécidomyie des fleurs, une approche de modélisation couplant un modèle plante et un modèle ravageur serait intéressante pour évaluer plus largement l'effet des techniques sur la réponse du système. Ce développement des travaux actuels fait partie du projet de recherche proposé dans la partie III de ce mémoire.

VII- Conclusion

Les travaux résumés dans les cinq chapitres précédents ont apporté des avancées cognitives aux questions de recherche génériques posées dans l'introduction et qui se rapportent aux problèmes agronomiques de l'alternance de production et des asynchronismes phénologiques rencontrés chez les arbres fruitiers tropicaux.

Un modèle a été proposé pour représenter une floraison asynchrone à l'échelle d'un arbre et d'une population d'arbres. Il est basé sur une échelle de temps thermique qui permet d'intégrer l'effet de la température sur la vitesse de développement des organes. Ses paramètres quantifient les asynchronismes intra- et inter-arbres, ainsi que la période de floraison. Cependant, ce modèle ne considère pas les processus sous-jacents à la variabilité quantitative et temporelle de la floraison, ni les facteurs qui affectent ces processus.

Des travaux originaux sur le manguier ont alors montré que des déterminants endogènes architecturaux, structurels et temporels, ont un effet sur l'occurrence, l'intensité et la date de floraison et de développement végétatif du manguier. Des interactions marquées et complexes ont été mises en évidence entre le développement végétatif et le développement reproducteur. Des outils basés sur l'allométrie ont été développés pour quantifier de façon non destructive la croissance végétative au cours d'un cycle de production afin de pouvoir approfondir les travaux sur ces interactions. Ces résultats suggèrent des pistes pratiques pour limiter l'alternance de production et synchroniser la phénologie des arbres à l'échelle du verger, avec des retombées positives espérées sur la gestion de bio-agresseurs.

Le projet de recherche présenté dans la troisième partie de ce mémoire propose d'enrichir cette base de connaissances, de la synthétiser au sein d'un modèle d'élaboration du rendement du manguier, et d'appliquer les méthodes et les concepts présentés dans cette partie à d'autres contextes agronomiques et environnementaux et à d'autres espèces.

PARTIE III

Projet de recherche

I- Introduction

Mon projet de recherche se situe dans la continuité des travaux de recherche que je mène depuis plus de 10 ans sur l'alternance de production et les asynchronismes phénologiques chez les arbres fruitiers tropicaux. Ces thèmes de recherche présentent en effet un intérêt marqué à différents niveaux :

- **Ces thèmes de recherche sont d'actualité.** Les travaux de recherche sur l'alternance de production des espèces fruitières pérennes tempérées et tropicales sont revenus au premier plan ces dernières années, avec notamment le développement de nouvelles approches faisant appel à des outils moléculaires (Muñoz-Fambuena *et al.*, 2011 ; Guitton *et al.*, 2012).
- **Ces thèmes de recherche et les approches proposées sont originaux en milieu tropical.** L'étude de l'alternance de production sur les fruitiers tropicaux est peu développée. Alors que l'approche architecturale a contribué à apporter un regard neuf sur l'alternance de production des fruitiers tempérés (Lauri *et al.*, 1995, 1997 ; Costes *et al.*, 2006), elle reste sous-exploitée sur les fruitiers tropicaux.
Les résultats obtenus sur l'alternance de production et les asynchronismes phénologiques renvoient au thème plus général des relations entre développement végétatif et développement reproducteur au cours de la vie d'une plante pérenne. L'aborder dans un contexte tropical dans lequel il n'y a en général pas de 'remise à zéro' phénologique hivernale et une variabilité phénologique et structurelle marquée au sein du cycle de production permet d'accéder à, et d'étudier, des mécanismes phénologiques qui sont moins, voire pas, accessibles en climat tempéré. C'est le cas par exemple de l'effet de la phénologie ou de la production d'un cycle sur celles du cycle suivant [A1].
- **Ces thèmes de recherche ont une portée plus large que l'horticulture.** Une conséquence du point précédent est l'élargissement de la portée des résultats qui passe du domaine de l'horticulture au domaine de l'écologie, fonctionnelle ou évolutive, où ces thématiques sont également considérées (Ichie *et al.*, 2013 ; bibliographie du chapitre III de la partie II de ce mémoire). A l'inverse, l'écologie apporte des concepts et des outils originaux pour étudier les arbres fruitiers et leur fonctionnement [A8] (Stevenson et Shackel, 1998 ; Rosenstock *et al.*, 2011 ; Garnier et Navas, 2012 ; chapitre II de cette partie).
- **Ces thèmes de recherche répondent à des attentes horticoles, économiques et sociétales.** Pratiquement, l'alternance de production et les asynchronismes phénologiques sont des problèmes agronomiques marqués pour les arbres fruitiers, entraînant des retombées économiques et des impacts environnementaux (dans le cas des asynchronismes) négatifs. Face à l'enjeu majeur de produire plus et mieux assigné à l'agriculture pour répondre aux enjeux démographiques et écologiques actuels, en particulier dans les pays du Sud (FAO, 2011), il apparaît stratégique de mieux comprendre les mécanismes qui déclenchent et entretiennent ces problèmes. Ceci permettrait de proposer des modes de conduite de l'arbre et du verger qui les réduise.

La conclusion de la précédente partie de ce mémoire a fait état des avancées apportées par mes travaux, et en présente également les limites actuelles, suggérant des pistes de recherche à approfondir. Mon projet de recherche se propose d'**approfondir** et de **synthétiser** la base de connaissances constituée par ces avancées, et de l'**appliquer** à d'autres contextes agronomiques, climatiques ou à d'autres espèces.

Mon projet de recherche se structure autour de quatre axes (Figure 19) qui sont détaillés dans les chapitres suivants. Ces axes ne sont pas indépendants, mais au contraire en étroite interaction. Les deux premiers axes, '**Comprendre les mécanismes**' et '**Modéliser l'élaboration du rendement**', sont des thèmes de recherche majeurs sur lesquels mon investissement sera fort. Les deux autres axes, '**Appliquer à d'autres contextes agronomiques et climatiques**' et '**Appliquer à d'autres espèces**' sont envisagés comme des extensions des résultats et méthodes acquis dans les deux premiers axes du projet scientifique et dans mes travaux antérieurs. Ils présentent un intérêt scientifique propre et permettent des échanges cognitifs et méthodologiques avec les deux premiers axes. Mon investissement y sera cependant plus limité, grâce notamment à des appuis scientifiques et logistiques dans les pays où ils se dérouleront, et à des encadrements d'étudiants en thèse.

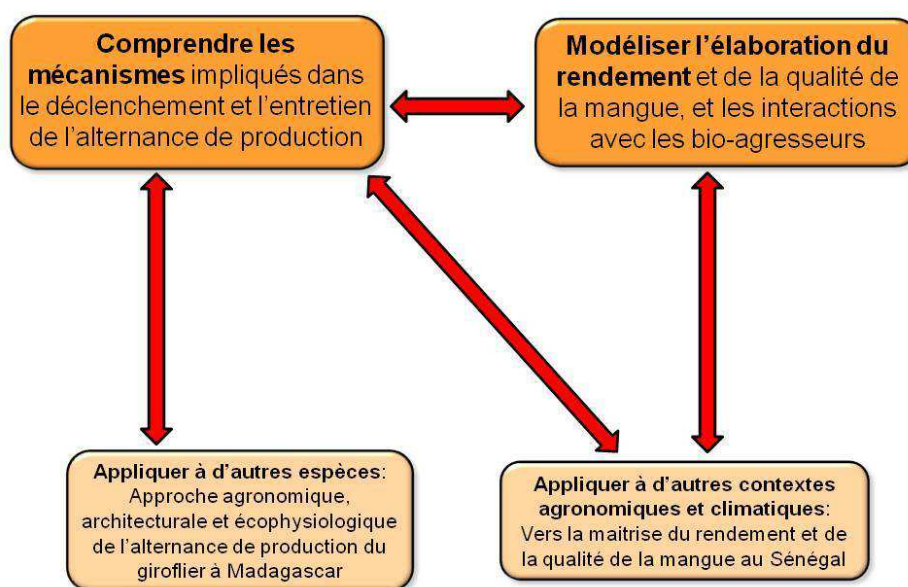


Figure 19. Structuration du projet de recherche autour de quatre axes en interaction, deux majeurs (en haut) et deux applicatifs (en bas).

II- Comprendre les mécanismes impliqués dans le déclenchement et l'entretien de l'alternance de production du manguiier

II.1- Contexte, enjeux, objectif

Les facteurs et les interactions impliqués dans les mécanismes de déclenchement et d'entretien de l'alternance de production du manguiier sont variés et complexes. Les hypothèses classiques pour expliquer cette alternance de production impliquent des facteurs liés aux ressources carbonées de l'arbre, des facteurs hormonaux, et/ou des facteurs climatiques (Monselise et Goldschmidt, 1982 ; Davenport, 2009). Nos résultats suggèrent que des facteurs architecturaux, en particulier les interactions spatiales et temporelles entre développement végétatif et développement reproducteur, jouent un rôle dans l'alternance de production [A1;A7]. Ces résultats restent cependant descriptifs et une approche globale des mécanismes sous-jacents est nécessaire pour mieux appréhender l'alternance de production. Je propose le cadre conceptuel des coûts de la reproduction pour ce travail de recherche.

Les coûts de la reproduction sont définis en termes de perte de futur succès reproductif, au cycle $n+1$, causée par l'investissement, métabolique et/ou en nombre de bourgeons, dans la reproduction au cycle n (Obeso, 2002; Reekie et Bazzaz, 2005). On définit des coûts directs

liés à l'investissement dans la reproduction au cycle n , et des coûts retardés correspondant à l'impact de cette reproduction sur la croissance végétative et la reproduction au cycle $n+1$. De façon téléonomique, l'idée est qu'une plante pérenne doit trouver un optimum et faire des compromis (trade-offs) dans l'allocation de ses ressources pour maximiser son succès reproductif sur l'ensemble de sa vie et non pas sur un seul cycle reproductif. Ce concept, étroitement lié à la notion de contraintes et de trade-offs évolutifs, est utilisé en écologie et en biologie évolutive. Il a très rarement été utilisé pour des plantes pérennes cultivées (e.g. Stevenson et Shackel, 1998 ; Pellerin *et al.*, 2011). Pourtant, il conduit à identifier les causes endogènes des variations de la reproduction (apparition de la floraison, fructification) d'années successives en caractérisant les trade-offs entre trois grandes fonctions vitales de la plante : la croissance végétative, la reproduction et les mécanismes de défense.

L'enjeu principal de cette approche est d'aborder de façon globale le problème de l'alternance de production des espèces fruitières, en particulier tropicales, et des mécanismes sous-jacents. Nous faisons l'hypothèse que, par rapport à des approches classiques mais partielles (par exemple le rôle des réserves carbonées dans l'apparition de la floraison), le concept des coûts de la reproduction apporte un cadre conceptuel, des références et des méthodes pratiques originaux et pertinents dans cet objectif.

Le caractère variétal marqué de l'alternance de production du manguier et les différences morphologiques et de fonctionnement observées entre cultivars de manguier [A1;A7;A8;G4] nous amènent à l'**hypothèse qu'il existe différents mécanismes sous-jacents à l'alternance de production, et que le caractère alternant de chaque cultivar implique des mécanismes qui lui sont propres**. Le corollaire de cette hypothèse est que, si elle est vérifiée, la conduite agronomique de l'arbre doit être adaptée à chaque cultivar en fonction des mécanismes en jeu, ce qui est original par rapport aux pratiques actuelles, y compris sur les espèces fruitières tempérées (Lauri *et al.*, 2011).

L'objectif de cet axe est d'**utiliser le concept de coûts de la reproduction pour étudier l'alternance de production du manguier en vue de mieux comprendre les mécanismes impliqués dans son déclenchement et son entretien**. Bien que le cas des espèces fruitières soit intéressant car la sélection variétale a favorisé des génotypes sur des critères relatifs à la reproduction (rendement, poids du fruit), entraînant une allocation de ressources probablement plus forte vers la reproduction par rapport à des génotypes sauvages, il ne s'agira pas d'adopter ici une approche évolutive en comparant des cultivars et des génotypes sauvages, mais de travailler sur des cultivars plus ou moins alternants. Cet objectif principal se décline en trois points (voir II.2 pour les détails) :

- 1- Caractérisation et quantification, à différentes échelles spatiales (unité de croissance, charpentièrre, arbre) et sur différents cultivars, des coûts directs (au cycle n : floraison et fructification) et des coûts retardés (au cycle $n+1$: développement végétatif, floraison et fructification) de la reproduction.
- 2- Identification des mécanismes impliqués dans les coûts retardés. Il s'agit d'approfondir les causes de l'effet négatif de la reproduction à l'échelle de l'unité de croissance sur sa croissance végétative, qui est réduite et tardive [A1], et l'occurrence de la reproduction sur ses unités de croissance filles, au cycle suivant. Trois hypothèses sont privilégiées pour ces mécanismes : carbonée, hormonale, et hydraulique.
- 3- Evaluation des mécanismes de compensation des coûts de la reproduction (Obeso, 2002). Il s'agit des mécanismes dont l'effet est opposé à celui des coûts de la reproduction. Il peut s'agir par exemple de la photosynthèse du fruit, qui participe à sa croissance, ou du processus de réitération (Barthélémy et Caraglio, 2007) qui augmente, par une croissance non séquentielle, le nombre d'unités de croissance

apparues au cycle suivant, et qui peut donc accroître le nombre de points possibles de floraison.

La composante temporelle est importante dans le développement végétatif et reproducteur du manguier [A1] et dans l'appréciation des coûts de la reproduction et des mécanismes sous-jacents (Obeso, 2002). Elle sera explicitement intégrée dans ces travaux.

II.2- Démarche scientifique

Les travaux reposeront d'une part sur une réanalyse de données déjà acquises à la Réunion et qui (i) permettront de caractériser l'alternance de production des cultivars étudiés, aux échelles de l'arbre et de l'unité de croissance [G4], (ii) participeront à la caractérisation et à la quantification des coûts directs et retardés de la reproduction, et (iii) serviront à préciser les hypothèses sur les mécanismes en jeu. Il s'agit de la base de données sur le développement végétatif et reproducteur de sept cultivars durant trois cycles de production (Encadré 5), et de celle sur la cartographie dynamique des sucres de réserve durant un cycle de production pour le cultivar Cogshall (Encadré 3). Les données acquises par les collègues écophysiologistes de mon unité de recherche à la Réunion sur la croissance du fruit en relation avec son contexte végétatif seront également mobilisées. Dans un premier temps, quatre des sept cultivars, qui présentent un comportement alternant contrasté, seront considérés. D'autres pourraient ensuite être inclus dans ce travail en fonction de leurs caractéristiques.

Une partie expérimentale complètera ces données déjà acquises. Elle considèrera, de façon dynamique, la construction des coûts de la reproduction directs (floraison et fructification) et retardés (débourrement végétatif, floraison et fructification au cycle suivant), à différentes échelles spatiales (unité de croissance, charpentière, arbre) et sur deux cycles de production, et leur contribution au fonctionnement pérenne de l'arbre. Des manipulations de la charge en fruits à ces différentes échelles seront réalisées pour faire varier les composantes des coûts de la reproduction. Des analyses spécifiques seront mises en œuvre pour étudier les mécanismes sous-jacents, en particulier pour les coûts retardés: analyses de sucres, caractéristiques hydrauliques des unités de croissance, dosages hormonaux.

Ce travail de recherche est centré sur la plante, avec le cultivar comme facteur de variabilité. La composante environnementale pourra cependant être abordée avec deux cultivars en travaillant dans des vergers de production situés dans des conditions environnementales contrastées.

II.3- Mise en œuvre et partenariats

Ce travail de recherche sera réalisé dans le cadre d'une thèse qui démarre en octobre 2013 et que je dirigerai, avec Pierre-Eric Lauri comme co-directeur (INRA, UMR AGAP, Montpellier).

Des partenariats existent déjà pour appuyer ce projet, notamment au sein de l'équipe AIRB de l'unité HortSys à la Réunion pour les aspects écophysiologiques et la croissance de la mangue. D'autres partenariats sont à développer avec un écologue spécialisé dans les coûts de la reproduction, et un statisticien spécialiste des méthodes appropriées pour l'analyse de ces données, notamment la path analysis (Obeso, 2002).

III- Modéliser l'élaboration du rendement et de la qualité du fruit pour le manguiier

III.1- Contexte, enjeux, objectif

La modélisation est un outil de choix pour synthétiser des connaissances sur un système complexe, explorer le fonctionnement de ce système, ou simuler son évolution sous différents scénarios. Ainsi, un modèle d'élaboration du rendement et de la qualité d'un arbre fruitier présente un fort intérêt pour étudier ce système complexe et formuler de nouvelles hypothèses à tester expérimentalement (Keurentjes *et al.*, 2013), ou pour évaluer *in silico* des itinéraires techniques pour atteindre des objectifs fixés (prototypage assisté par modèle, e.g. Tixier *et al.*, 2004, 2008). Cependant, de tels modèles sont peu nombreux sur arbres fruitiers et concernent principalement des espèces tempérées bien étudiées : MAppleT pour le pommier (Costes *et al.*, 2008), L-Peach (Da Silva *et al.*, 2011) ou Qualitree (Lescourret *et al.*, 2011 ; Miras-Avalos *et al.*, 2011) pour le pêcher. Ces modèles ont en commun une partie architecturale, prise en compte de façon plus ou moins détaillée, représentant la structure ligneuse et sa croissance, indispensable pour ce genre de modèle, et des parties plus spécifiques selon les objectifs retenus pour chaque modèle : biomécanique pour MAppleT, écophysique pour L-Peach et Qualitree.

Mes travaux sur manguiier et ceux de collègues du CIRAD avec lesquels je collabore apportent un corpus de connaissances qui est une base pour construire un modèle d'élaboration du rendement et de la qualité du fruit pour le manguiier. Ainsi, des relations étroites et réciproques ont été mises en évidence entre le développement végétatif et le développement reproducteur du manguiier, et entre les composantes structurelles et phénologiques de son architecture [A1]. Ces résultats sont complétés par un partenariat avec l'équipe Virtual Plants de l'UMR AGAP à travers des analyses spécifiques d'arborescences de manguiier prenant en compte la topologie (relations de succession ou de ramification entre les entités morphologiques) et la nature (végétatif vs reproducteur) des unités de croissance, ainsi que leur date d'apparition [I1]. Les résultats permettant de construire les lois d'action de la température sur le développement et la croissance des principaux organes du manguiier (axes, feuilles, inflorescences) sont acquis [A3;A16]. Un modèle de croissance et d'élaboration de la qualité du fruit est fonctionnel à l'échelle de la branche fruitière et de l'arbre (Léchaudel *et al.*, 2005) [A9]. Ce modèle sera enrichi d'un module de maturation du fruit (thèse de Thibault Nordey, CIRAD, 2011-2014, La Réunion).

Les enjeux de la construction de ce modèle sont nombreux. D'une part, la construction d'un modèle d'élaboration du rendement et de la qualité pour un arbre fruitier tropical est, à notre connaissance, une démarche unique. D'autre part, la construction de ce modèle pose des questions de recherche spécifiques (voir III.2). Ce modèle sera un outil important pour synthétiser les connaissances acquises et, sur cette base, pour explorer le fonctionnement du manguiier vis-à-vis des processus considérés pour sa construction. Il contribuera également à poser de nouvelles hypothèses à tester. Enfin, d'un point de vue appliqué, ce sera un outil de simulation permettant d'optimiser *in silico* des itinéraires techniques, en regard d'objectifs fixés, avant de les expérimenter au champ.

L'objectif de ce travail de recherche est dans un premier temps de construire un modèle d'élaboration du rendement et de la qualité du fruit pour le manguiier, sur la base des connaissances acquises et des modèles existants ou à construire (voir III.2). Dans un second temps, l'objectif est de coupler ce modèle arbre à un modèle bio-agresseur, la cécidomyie des fleurs, afin de pouvoir intégrer les interactions entre la plante et ce bio-agresseur dans les simulations, en particulier pour optimiser les itinéraires techniques dans un objectif de réduire l'utilisation de produits phytosanitaires (Grechi *et al.*, 2010, 2012).

Le modèle couplé 'manguier-cécidomyie des fleurs' devra pouvoir simuler l'impact de l'environnement (température, pluviométrie, rayonnement) et de pratiques culturales (irrigation, taille, éclaircissage) sur le développement et les performances du manguier [phénologie (étalement au sein et entre les arbres de la floraison et des stades sensibles à la cécidomyie des fleurs), rendement et qualité des fruits par arbre] et sur les interactions entre le manguier et la cécidomyie.

III.2- Démarche scientifique

Les résultats présentés dans la partie II de ce mémoire [A1;A3] nous amènent à proposer un modèle 'manguier' dont les sorties sont attendues à l'échelle de l'arbre individuel, et qui se compose de trois modules ('phénologie', 'développement et croissance des organes', 'croissance et élaboration de la qualité de la mangue') dont les mécanismes se déroulent à des échelles spatiales et temporelles différentes (Figure 20). Les sorties de chaque module sont les données d'entrée du/des modules suivants. Un quatrième module relatif à la cécidomyie des fleurs, non présenté ici car plus entomologique, sera ensuite couplé au modèle plante 'manguier' via la phénologie et les stades sensibles. Il nécessitera des collaborations spécifiques avec des collègues entomologistes.

Le point de départ du modèle est la période de repos végétatif où chaque unité de croissance terminale, susceptible de fleurir, est caractérisée par certains attributs (position par rapport à l'unité de croissance précédente, date de débourrement, ...). Le modèle va simuler l'occurrence et la date de débourrement d'inflorescences, puis de nouvelles unités de croissance à partir des valeurs de ces attributs, ou de ceux des nouvelles unités de croissance apparues au cours de la saison de croissance végétative. Le modèle va ensuite simuler, en fonction de la température de l'air, le développement et la croissance des unités de croissance et des inflorescences apparues. Pour les inflorescences qui vont fructifier, il simuler la croissance de chaque fruit, ainsi que sa date de récolte et ses caractéristiques de qualité à la récolte. A la fin du cycle de production, au moment du repos végétatif suivant, l'état de l'arbre sera initialisé à partir du résultat de la croissance végétative du cycle écoulée, dépendant elle-même de la floraison et de la production qui ont eu lieu au cours du cycle. Le modèle sera dans un premier temps paramétré pour le cultivar Cogshall.

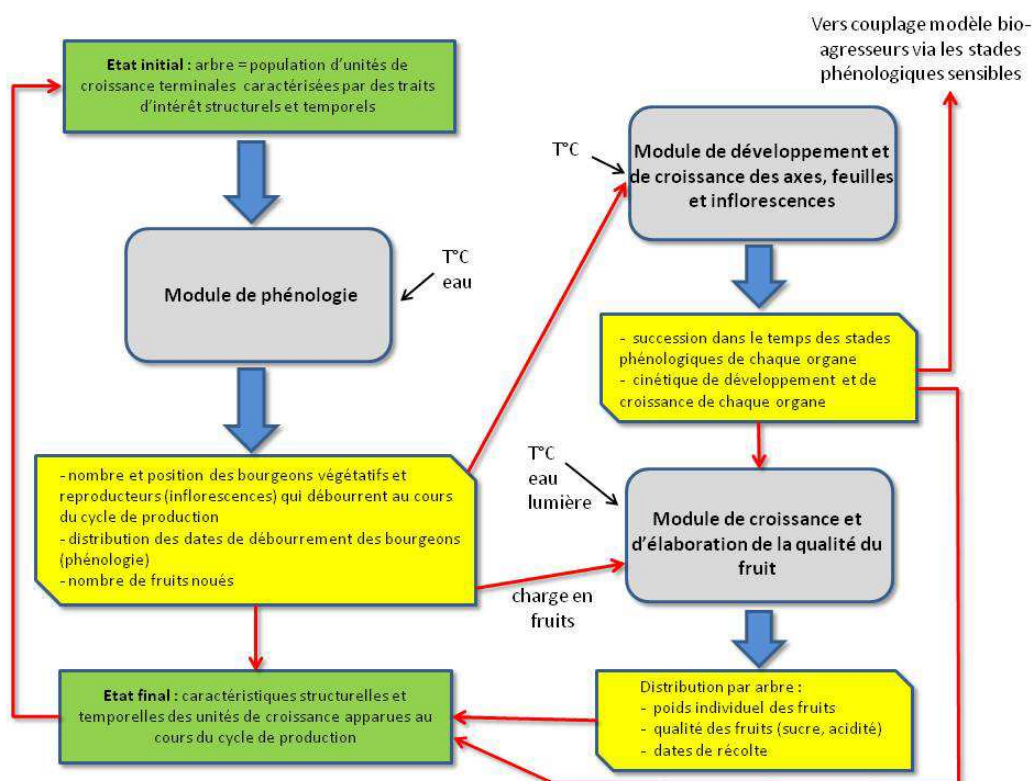


Figure 20. Le modèle 'manguier' comme assemblage de trois modules, 'phénologie', 'croissance et développement des organes', et 'croissance et élaboration de la qualité des fruits'. Les modules sont en gris, les sorties en jaune, la caractérisation des arbres en début et fin de cycle de production en vert. Les flèches rouges représentent les flux de données entre les modèles et les flèches noires l'effet de facteurs environnementaux ou culturels sur les modèles.

Le module de phénologie du manguier

Ce module est le cœur du modèle 'manguier'. C'est un modèle dynamique de développement du manguier, à l'échelle temporelle du cycle de production et à l'échelle spatiale de l'unité de croissance, basé sur des processus architecturaux et phénologiques [A1]. Il doit prédire la dynamique de débourrement des bourgeons végétatifs (nouvelles unités de croissance) et reproducteurs (inflorescences). Ce module ne comporte pas de processus écophysologiques. Il sera paramétré dans un premier temps sur le cultivar Cogshall, puis sur d'autres cultivars.

Différentes approches de cette modélisation sont envisageables et devront être évaluées et comparées. La première est l'utilisation directe des interactions entre développement végétatif et développement reproducteur [A1]. Elle implique un nombre de paramètres important, et fait appel à une hypothèse d'indépendance des unités de croissance au sein de l'arbre. La seconde approche est basée sur les résultats de l'analyse des dépendances entre unités de croissance sœur d'une part et entre les unités de croissance mère et filles d'autre part [I1]. Elle s'affranchit de l'hypothèse d'indépendance des unités de croissance au sein d'un arbre et nécessite un nombre de paramètres moins important.

La comparaison de ces deux approches de modélisation passera par la confrontation des données simulées avec les données empiriques. Cette validation se basera sur des variables

structurelles (nombre de nouvelles unités de croissance apparues au cours d'un cycle, ...) et temporelles (dates de débourrement végétatif, dates de floraison, ...). Elle devra également inclure une dimension spatiale, de localisation de ces événements au sein de la canopée, ce qui impliquera de réfléchir à comment synthétiser simplement les dimensions spatiale et temporelle des asynchronismes phénologiques.

La construction de ce module demandera des recherches supplémentaires, notamment sur la mortalité des unités de croissance ou sur le processus de réitération. Des analyses ciblées de la base de données existante (Encadré 5) sur différentes variétés devraient apporter de premiers éléments. Par ailleurs, il faudra approfondir l'effet de facteurs environnementaux (la température de l'air et la disponibilité en eau du sol) et culturels (la taille) sur le débourrement des bourgeons afin d'intégrer progressivement ces facteurs dans le module. Ces thématiques sont des sujets de recherche à part entière qu'il conviendra de mener en parallèle à la construction du modèle. Enfin, les résultats des travaux sur les mécanismes impliqués dans le déclenchement et l'entretien de l'alternance (axe I du projet de recherche) ou sur le développement et la production du manguier au Sénégal (axe III du projet de recherche) pourront permettre d'améliorer le modèle, par exemple en y intégrant de l'écophysiologie.

Dans un objectif de visualisation 3D et dans la perspective de couplage du modèle 'manguier' avec des modules écophysiologiques d'intérêt (ex: interception lumineuse, température d'organes) existants par exemple sur la plate-forme Open Alea (Pradal *et al.*, 2008; <http://openalea.gforge.inria.fr>) dédiée aux modèles structure-fonction, il sera intéressant de spatialiser les processus et les sorties de ce modèle sur des structures 3D réalistes. A cette fin, les jeux de données obtenus par digitalisation d'arbres des cultivars Cogshall et José (Da Silva *et al.*, 2008) permettront de récupérer les éléments de géométrie nécessaires à la construction de ces structures. L'objectif est d'aboutir à des maquettes 3D dynamiques représentant le déroulement du développement végétatif et du développement reproducteur de manguiers au cours de cycles phénologiques successifs.

Le module de développement et de croissance des organes

Le nombre de bourgeons, végétatifs et reproducteurs, qui débourrent et leurs dates de débourrement constituent une sortie du module précédent. Il est important de considérer le développement (les stades phénologiques) et la croissance des nouveaux organes végétatifs (axes et feuilles) et reproducteurs (inflorescences). En effet, il s'agit de variables qui permettront le couplage avec d'autres modèles. Par exemple avec le modèle bio-agresseur à travers les stades phénologiques sensibles, ou avec le modèle de croissance du fruit qui commence au stade phénologique de la pleine floraison de l'inflorescence. Enfin, la dynamique de mise en place de la surface foliaire présente un intérêt pour des approches écophysiologiques.

Les modèles seront basés sur les lois d'action de la température sur le développement (voir chapitre II de la partie II, notamment le Tableau 4) et la croissance, linéaire ou surfacique, des axes, feuilles et inflorescences. Ces modèles thermiques sont à calibrer à partir des données existantes [A3;A16]. Un jeu de données complémentaire reste à acquérir pour la validation.

Deux problèmes seront à considérer. D'une part les modèles thermiques précédents seront établis pour des organes (unités de croissance et inflorescences) bien exposés, en périphérie de canopée, et seront basés sur la température de l'air. Or la température de l'air est variable autour des organes au sein d'une canopée, et cette variabilité peut être une source d'asynchronisme phénologique. Il conviendra d'intégrer cette variabilité au modèle, par exemple en utilisant des distributions empiriques de température de l'air au sein d'une canopée. D'autre part, il faudra faire le lien entre deux échelles temporelles utilisées dans les

jeux de données existants. Celle, mensuelle, des dates de débourrement des bourgeons données par le premier module, et l'autre, journalière, du développement et de la croissance des organes. Des données existantes sur des notations hebdomadaires du débourrement pourront apporter des éléments pour prendre en compte au mieux ce changement d'échelle temporelle.

Le module de croissance et d'élaboration de la qualité de la mangue

Ce module est constitué du modèle de croissance et d'élaboration de la qualité de la mangue paramétré à la Réunion pour le cultivar Cogshall (Léchaudel *et al.*, 2005) [A9]. Ce modèle, basé sur des processus écophysiologiques, considère, à l'échelle de chaque fruit individuel, les échanges de carbone et d'eau entre le fruit et la branche porteuse. Il permet de prédire la croissance du fruit, sa date de récolte, son poids à maturité, ainsi que ses teneurs en sucres, acides et éléments minéraux. Initialement construit à l'échelle de la branche porteuse, il a été étendu à l'arbre entier et donne ainsi en sortie les distributions de poids de fruits, de dates de récolte et de critères qualitatifs à l'échelle de l'arbre (Léchaudel *et al.*, 2010). Directement fonctionnel pour le cultivar Cogshall, ce module demandera des travaux spécifiques pour le calibrer pour d'autres cultivars. Les travaux de thèse en cours de Thibault Nordey viendront enrichir à terme ce module avec des éléments sur l'évolution de la maturité du fruit et l'élaboration de composés secondaires.

III.3- Mise en œuvre et partenariats

Cet axe de recherche sera très intégrateur, et demandera de traiter de questions de recherche spécifiques dans des domaines aussi divers que la biologie, la modélisation ou l'informatique. Il va donc nécessiter un partenariat pluridisciplinaire. Ce partenariat existe déjà en grande partie à travers les collaborations que j'ai développées par le passé et qui ont montré leur efficacité.

- **L'équipe CIRAD/INRA/INRIA Virtual Plants de l'UMR AGAP**, Montpellier, pour les aspects modélisation, statistique et informatique
- **L'équipe INRA AFEF de l'UMR AGAP**, Montpellier, pour l'analyse de l'architecture et la biologie de l'arbre
- **L'équipe CIRAD AIRB de l'unité HortSys**, La Réunion, pour les aspects modélisation, et l'écophysiologie de la croissance et de l'élaboration de la qualité de la mangue
- **L'équipe PSH de l'INRA d'Avignon** qui a développé le modèle QualiTree et avec qui une réflexion est en cours sur l'adaptation de cette démarche de modélisation au manguier.

D'autres partenariats pourront également être développés, par exemple avec des **équipes australiennes du Queensland** (University of Queensland ; Queensland Department of Agriculture, Fisheries and Forestry) qui ont en projet le développement d'un modèle structure-fonction du manguier et avec lesquelles j'ai déjà des échanges.

Mon rôle dans cet axe sera la coordination entre les différentes équipes impliquées, ainsi que de traiter les questions de recherche relatives au végétal, dans les premier et second modules, dont les résultats viendront alimenter la construction de ces modules. J'envisage d'encadrer trois années de post-doctorant avec un profil de modélisateur pour m'appuyer sur cet axe, mais également pour entretenir les échanges entre les différentes équipes impliquées. La recherche d'un financement spécifique est en cours.

IV- Application à un autre contexte agronomique et climatique: vers la maîtrise du rendement et de la qualité de la mangue au Sénégal

IV.1- Contexte, enjeux, objectif

Les travaux de recherche déjà réalisés et en perspective sur l'alternance de production et les asynchronismes phénologiques ont été et seront menés sur l'île de la Réunion, dans un contexte variétal et environnemental donné. Certes, de la variabilité est recherchée en travaillant sur différents cultivars, dans différentes zones climatiques de l'île, ou sur plusieurs années, mais la gamme climatique et pédologique dans la zone de production de la mangue reste limitée. Sachant que les problèmes agronomiques de qualité et de régularité de la production se retrouvent dans toutes les zones de production dans le monde, il apparaît alors intéressant de valider la généricité de nos résultats en nous confrontant à d'autres contextes, variétal, environnemental et agronomique afin d'identifier ce qui reste constant et ce qui va dépendre du contexte.

Le Sénégal est un important pays producteur de mangues en Afrique de l'Ouest, qui exporte vers l'Europe jusqu'à 7000 T de mangues par an (Gerbaud, 2012). La mangue est principalement cultivée dans différents systèmes de culture dans la zone des Niayes, au Nord de Thiès, en Casamance et dans le Siné Saloun au nord de la Gambie. Les vergers sont souvent établis sur des sols sableux, mais l'irrigation des arbres adultes n'est pas systématique (Vannière *et al.*, 2004). Des cultivars locaux alimentent le marché national et régional, et l'exportation est majoritairement basée sur la culture du cultivar floridien Kent (Rey *et al.*, 2004). Mon unité de recherche HortSys travaille au Sénégal depuis plusieurs années sur le fonctionnement des agroécosystèmes à base de fruitiers, et notamment de manguiers. Les résultats confirment les problèmes d'irrégularité de floraison et de production. Ils soulignent également la variabilité des pratiques d'irrigation dans les vergers, opération technique pouvant influencer le fonctionnement de la plante et sa production dans les conditions climatiques arides du Sénégal.

Les interactions structurelles et temporelles entre le développement végétatif et le développement reproducteur du manguier dépendent de la variété [A1], et peuvent également dépendre du contexte environnemental, éventuellement modifié par les pratiques culturales comme l'irrigation. L'enjeu scientifique de cet axe de recherche est de confronter les résultats obtenus à la Réunion au contexte de production de la mangue au Sénégal (climat aride, amplitude thermique élevée, sols sableux) afin d'en évaluer la généricité et d'identifier des facteurs environnementaux affectant ces interactions. L'enjeu appliqué est de proposer des modes de conduite du verger adaptés aux conditions sénégalaises et limitant l'alternance de production et les asynchronismes phénologiques du cultivar Kent.

L'objectif est d'identifier et d'analyser les déterminants endogènes et environnementaux de l'élaboration du rendement de la mangue, cultivar Kent, dans les conditions du Sénégal. Il s'agira d'analyser, dans des conditions d'irrigation et climatique contrastées, les interactions structurelles et temporelles entre le développement végétatif et le développement reproducteur. Une autre partie de cet axe de recherche, qui n'est pas développée ici mais qui sera étudiée sur le même dispositif expérimental, concerne la croissance et l'élaboration de la qualité du fruit. Ces données serviront à calibrer le modèle d'élaboration du rendement et de la qualité pour le cultivar Kent dans les conditions sénégalaises. En retour, les résultats pourront suggérer des pistes d'amélioration du modèle en y intégrant l'effet de facteurs environnementaux.

IV.2- Démarche scientifique

La principale question de recherche de cet axe concerne les facteurs qui déterminent l'alternance de production et les asynchronismes phénologiques de la mangue au Sénégal.

Deux hypothèses sont à la base de la démarche scientifique. D'une part et c'est une extension des résultats déjà obtenus [A1], on fait l'hypothèse que les asynchronismes phénologiques et l'alternance de production du cultivar Kent au Sénégal dépendent des déterminants structurels et temporels mis en évidence sur d'autres cultivars à la Réunion. D'autre part, on fait l'hypothèse que ces déterminants sont affectés par deux facteurs environnementaux, la température et la disponibilité en eau. L'effet de la température est envisagé sur la croissance des organes, avec un effet limitant possible des températures élevées, et sur l'induction florale, en lien probable avec l'âge des unités de croissance, et donc les événements phénologiques antérieurs. L'effet de la disponibilité en eau est considéré sur sa capacité à modifier la phénologie en bloquant ou favorisant le débourrement des bourgeons.

Le travail de recherche s'appuiera sur un dispositif expérimental en milieu réel au Sénégal, composé de cinq vergers du cultivar Kent, choisis de façon à croiser les deux facteurs étudiés : la zone climatique (deux zones au climat contrasté, pluie et température) et l'irrigation du verger (irrigué/non irrigué). Les vergers seront équipés d'enregistreurs de température et de pluviomètres afin de caractériser finement l'environnement climatique. L'irrigation des vergers en milieu réel sera probablement difficile à quantifier, et on privilégiera la caractérisation de l'état hydrique des arbres avec un suivi de leur potentiel hydrique foliaire de base.

Les données relevées seront les mêmes que celles obtenues à la Réunion sur ce thème de recherche (Encadré 5), avec une caractérisation topologique et phénologique, sur deux cycles de production et à l'échelle des unités de croissance, du développement végétatif et reproducteur de manguiers dans chaque verger. Les données seront analysées selon les méthodes statistiques mises au point à la Réunion [A1]. Des données ont été acquises à la Réunion sur le cultivar Kent. Elles seront analysées et les résultats seront comparés à ceux obtenus au Sénégal. Les résultats seront utilisés pour calibrer dans les conditions sénégalaises le modèle d'élaboration du rendement et de la qualité de la mangue qui sera développé en parallèle (chapitre III de cette partie).

Des thématiques spécifiques et complémentaires de recherche seront engagées, en profitant de la large gamme environnementale existant entre la Réunion et le Sénégal. Un exemple serait l'effet de la température sur la croissance et le développement des organes (axes et feuilles des unités de croissance, inflorescences) [A3] (voir chapitre II de la partie II), la gamme attendue de température au Sénégal étant plus large que celle de la Réunion. Ces résultats seront également nécessaires pour la partie modélisation.

IV.3- Mise en œuvre et partenariats

Cet axe de recherche sera mis en œuvre à travers la thèse d'une étudiante sénégalaise inscrite à l'école doctorale Sciences de la Vie, de la Santé et de l'Environnement (ED-SEV) de l'Université Cheikh Anta Diop de Dakar (UCAD). Son directeur de thèse est le Professeur Noba de l'UCAD et je suis le co-directeur de thèse. La thèse est financée (2013-2016) par une bourse 'Sud CIRAD' qui inclut 4 à 6 mois par an de séjour de l'étudiante à la Réunion. Ce séjour sera mis à profit pour analyser les données, faire de la bibliographie, rédiger, et acquérir des données sur le cultivar Kent dans les conditions réunionnaises, données qui seront mises en regard de celles obtenues au Sénégal.

Un partenariat spécifique a été développé pour le bon déroulement de cette thèse, entre :

- **Le laboratoire de Biologie Végétale de l'UCAD**, qui accueille et dirige la thèse
- **Le Centre d'Etude Régional pour l'Amélioration de l'Adaptation à la Sécheresse (CERAAS)**, un centre de recherche à vocation régionale basé à Thiès et qui accueillera physiquement l'étudiante durant sa thèse afin de lui fournir

un environnement scientifique de haut niveau adapté à sa thématique de recherche. Le CERAAS est particulièrement bien équipé pour des mesures écophysiologiques et dispose des compétences pour la bonne utilisation de ces matériels.

- L'équipe INRA AFEF de l'UMR AGAP, Montpellier, pour l'analyse de l'architecture et la biologie de l'arbre
- Des collègues de mon unité de recherche HortSys, au Sénégal pour la connaissance du terrain et l'encadrement au quotidien, et à la Réunion pour les aspects écophysiologie et croissance et élaboration de la qualité de la mangue.

V- Application à une autre espèce : approche agronomique, architecturale et écophysiologique de l'alternance de production du giroflier à Madagascar

V.1- Contexte, enjeux, objectif

L'approche architecturale, dans ses composantes structurelle et temporelle, a montré son intérêt pour mieux comprendre les asynchronismes phénologiques et les problèmes d'alternance de floraison/production chez une espèce fruitière tropicale alternante comme le manguier. On peut alors se poser la question de l'intérêt de cette approche pour l'étude de l'alternance de floraison chez d'autres espèces, autrement dit existe-t-il des interactions marquées entre les composantes structurelles et temporelles de l'architecture de l'arbre et des interactions entre son développement végétatif et son développement reproducteurs, et contribuent-elles à expliquer le phénomène d'alternance de production/floraison chez d'autres espèces? Je propose dans mon projet de recherche d'aborder cette question avec le cas du giroflier à Madagascar.

Le giroflier, *Syzygium aromaticum* (Myrtaceae) est une espèce arborée cultivée en zone tropicale pour deux types de produit. D'une part les clous de girofle, qui sont les boutons floraux non éclores et séchés, et d'autre part l'huile essentielle, riche en eugénol, extraite par distillation des feuilles, des clous, ou des rachis des inflorescences. Madagascar est le second pays producteur (10-15 000 T) et le premier pays exportateur de produits du giroflier. Le giroflier ne commence à fleurir que vers 6-7 ans après la plantation et les rendements moyens en clous sont faibles (10-30 kg de clous frais par arbre et par an). La production est très irrégulière (Thankamani *et al.*, 1994; Milind et Deepa, 2011); on ne compterait une bonne production à l'échelle régionale que tous les 3-4 ans, et l'irrégularité de production se manifeste également à l'échelle de l'arbre, parfois de façon déphasée avec l'échelle régionale, sans que l'on connaisse les origines de ces différents niveaux d'alternance. Celle-ci est un handicap économique majeur pour les agriculteurs et plus largement pour l'ensemble de la filière qui est la troisième filière d'exportation malgache.

La recherche des déterminants de l'alternance est particulièrement intéressante chez cette espèce pour diverses raisons :

- d'une part le caractère alternant à l'échelle de l'arbre, de façon déphasée avec l'alternance à l'échelle régionale, suggère des déterminants de l'alternance endogènes, et pas uniquement environnementaux ;
- d'autre part, ce sont les boutons floraux qui sont récoltés, et non les fruits, ce qui limite des hypothèses de déterminants endogènes liés à la présence des fruits (aspects hormonaux et carbonés notamment), sans cependant les éliminer complètement car les fleurs peuvent aussi être concernées dans une moindre mesure (e.g. Marino et Greene, 1981);

- par ailleurs, les feuilles du giroflier sont récoltées par une taille sévère de grosses branches pour la production d'huile essentielle. Cette pratique peut être une source d'alternance car elle supprime une grande surface assimilatrice et des organes de réserves carbonées, et elle entraîne le développement de complexes réitérés qui présentent des caractères végétatifs juvéniles pour lesquels le développement ontogénétique conduisant à la floraison peut être long. Ce point et le précédent suggèrent que des facteurs architecturaux au sens large peuvent avoir un rôle prépondérant dans l'induction florale ;
- enfin, des travaux réalisés au Centre Technique Horticole de Tamatave (CTHT) et que j'ai co-encadrés (stage de DEA de Joyce Razakaratrio) ont montré que la croissance des axes et des feuilles, ainsi que le développement des inflorescences sont très lents, suggérant une compétition entre la croissance végétative et la reproduction d'une part, et la défense de la plante par la synthèse d'eugénol d'autre part.

L'enjeu scientifique de cet axe de mon projet de recherche est d'évaluer la généricité des méthodes et résultats que j'ai mis en œuvre et obtenus dans mes travaux sur goyavier-fraise et manguier, en les appliquant au cas du giroflier. Les résultats permettront de mieux connaître le fonctionnement de cette espèce pour laquelle la bibliographie sur cette thématique est inexistante, et contribueront à l'enjeu appliqué qui est de proposer des modes de conduite optimisant la production des produits du giroflier (clous et huile essentielle).

L'objectif scientifique du travail proposé est d'identifier les facteurs, notamment endogènes, impliqués dans le déclenchement et l'entretien de l'alternance de floraison du giroflier. Cette problématique est originale chez le giroflier où sont suspectées une interaction entre une pratique culturale et la floraison, et une compétition entre la fonction de défense de la plante (la production d'eugénol) et les fonctions de développement (croissance végétative) et de reproduction (floraison). Ce travail pourra se référer au concept des coûts de la reproduction qui aborde les compromis entre ces grandes fonctions de la plante (Obeso, 2002) et aura donc de fortes interactions méthodologiques avec le premier axe de ce projet de recherche.

V.2- Démarche scientifique

La principale question de recherche de ce travail est d'**identifier les facteurs qui expliquent l'occurrence et l'intensité de la floraison du giroflier**. Les facteurs seront considérés à trois niveaux, correspondant à quatre hypothèses de recherche qui structurent la démarche scientifique :

- **Au niveau de la parcelle.** La première hypothèse est que des facteurs climatiques (température, précipitations) et environnementaux (type de sol, alimentation hydrique) ont une influence sur l'occurrence et l'intensité de la floraison.
- **Au niveau de la pratique de la taille.** La seconde hypothèse est que la taille des branches pour la distillation des feuilles entraîne un déséquilibre carboné dans l'arbre et une rejuvénilisation partielle de la canopée, ce qui affecte l'occurrence de la floraison.
- **Au niveau de l'arbre.** La troisième hypothèse est que la floraison est liée au développement architectural de l'arbre, en termes structurel et temporel. La quatrième hypothèse est qu'il existe une compétition entre la croissance végétative et la reproduction d'une part, et la synthèse d'eugénol d'autre part.

Le travail de recherche sera réalisé sur un réseau de plusieurs parcelles en milieu réel dans deux régions de la zone Est de Madagascar, présentant des caractéristiques pédologiques, climatiques et d'accès à l'eau (bas-fond ou haut de colline caractéristique de cette région) contrastées. L'alternance de production ayant une composante génétique et les girofliers

étant multipliés par semis, une certaine variabilité est attendue au sein de chaque parcelle. Notre objectif est d'étudier des lois générales, la variabilité génétique étant intégrée dans la variabilité résiduelle des analyses que nous ferons, sauf s'il apparaît une forte variabilité inter-arbre pour certains mécanismes. Ces travaux nous permettront de le déterminer. Une enquête auprès des producteurs permettra de savoir s'il existe des arbres non alternants et de les identifier. Ils seront intégrés dans les travaux et comparés aux arbres alternants. Un premier travail sera de caractériser le pattern d'alternance de floraison (Monselise et Goldschmidt, 1982) et de le quantifier (Huff, 2001) à l'échelle de l'arbre, de la parcelle et de la région par un suivi semi-quantitatif de la production de clous sur plusieurs arbres dans chaque parcelle. Ce suivi, déjà engagé par le CTHT depuis 2012, sera poursuivi et développé.

Sur un échantillon d'arbres sur chaque parcelle, non taillés ou taillés de façon contrôlée, des suivis de croissance végétative et de floraison seront réalisés durant deux cycles de production selon les méthodes utilisées à la Réunion (Encadré 5, [A1]). Les analyses des données permettront de préciser les interactions, structurelles et temporelles, entre le développement végétatif et la floraison, et d'évaluer les effets de l'environnement et de la taille sur ces interactions (hypothèses 1, 2 et 3).

La quatrième hypothèse de compétition entre la synthèse d'eugénol et le développement végétatif et reproducteur du giroflier sera testée par des suivis de croissance en masse sèche et de teneur en huiles essentielles et en eugénol des feuilles et des inflorescences au cours de leur développement. Ces suivis seront complétés par des analyses histologiques des organes afin de caractériser le développement des vésicules contenant l'huile essentielle. Une analyse bibliographique permettra de préciser la voie de synthèse de l'eugénol et d'en déterminer le coût métabolique.

V.3- Mise en œuvre et partenariats

Cet axe de mon projet scientifique a été initié en 2012 par un stage de DEA. Le réseau de parcelles est en place et les observations sont poursuivies par un agent du CTHT. Il est envisagé que cet axe soit poursuivi à travers l'encadrement d'une thèse, inscrite à l'Université d'Antananarivo, que je co-dirigerai. Une bourse de thèse 'Sud CIRAD' a été demandée en 2013 pour une étudiante malgache. Le sujet a été présélectionné et est en cours d'évaluation finale.

Un partenariat spécifique a été développé pour mener à bien ce travail, entre :

- **Le Département de Biologie et Ecologie Végétales de la Faculté des Sciences de l'université d'Antananarivo** qui accueillera et dirigera la thèse (Professeur V. Jeannoda)
- **Le Centre Technique Horticole de Tamatave (CTHT)** qui travaille sur les filières agricoles d'exportation de la zone Est de Madagascar. Un chercheur de mon unité de recherche HortSys y est affecté depuis plusieurs années. L'étudiante sera basée au CTHT qui dispose de laboratoires pour l'extraction et l'analyse des huiles essentielles et qui assurera la logistique de terrain.
- **L'Ecole Supérieure des Sciences Agronomiques (ESSA)** de l'Université d'Antananarivo pour ses compétences en chimie des huiles essentielles, avec notamment un post-doc sur cette thématique localisé au CTHT.

Enfin, un partenariat sera recherché pour bénéficier de compétences en histologie. Ce pourrait être avec la plate-forme d'histocytologie et d'imagerie cellulaire végétale (PHIV) du CIRAD à Montpellier.

VI- Intégration de mon projet de recherche dans mon unité de recherche et dans le dispositif du CIRAD à la Réunion

Le projet de recherche que j'ai présenté est en cohérence avec les projets scientifiques de mon unité de recherche et du Dispositif en Partenariat en construction 'Co-conception de systèmes agroalimentaires de qualité' (DP COSAQ) à la Réunion.

L'objectif général du projet scientifique de l'unité de recherche HortSys est de produire et de capitaliser des connaissances pour l'évaluation et la conception de systèmes de culture horticoles durables au Sud. Cet objectif est formulé pour répondre à l'enjeu qui consiste à (ré)inventer de nouveaux systèmes horticoles, productifs et efficaces en terme de développement économique, mais préservant l'environnement et la santé des hommes. L'unité est structurée en deux équipes. Mes activités se situent dans le volet 'Fonctionnement agrophysiologique du peuplement' de l'équipe 'Bases biologiques et écologiques pour l'évaluation et la conception'. Ce libellé est en cours de révision et n'est pas tout à fait stabilisé, mais il reprend bien les objectifs de l'équipe.

L'objectif du volet 'Fonctionnement agrophysiologique du peuplement' est d'acquérir des connaissances sur le fonctionnement de la plante cultivée et du système plante-environnement pour mettre au point des modes de conduite agroécologiques des systèmes horticoles. Il s'agit d'identifier, de quantifier puis de modéliser les principaux facteurs biologiques et physiques déterminant l'élaboration du rendement et de la qualité, ce qui comprend les relations entre la plante cultivée et les bio-agresseurs, et de déterminer ceux qui peuvent être modulés par des opérations techniques, elles-mêmes agencées ensuite en modes de conduite. Mon activité actuelle et celle que je propose dans mon projet de recherche concernent trois des quatre grandes questions de recherche traitée par les deux chercheurs de ce volet : (i) quels sont les déterminants de l'élaboration du rendement du manguier (alternance, asynchronismes phénologiques) aux échelles de la plante et de la parcelle ?; (ii) comment se définissent les interactions entre le manguier et ses principaux bioagresseurs (cécidomyie des fleurs et mouches des fruits)?; (iii) comment intégrer ces connaissances dans des modèles de fonctionnement prenant en compte les changements d'échelle (fruit-plante-parcelle) et représentant le système de culture (y compris le mode de conduite) ?

Le DP COSAQ à la Réunion, dont je co-anime la construction avec une collègue de l'UMR Qualisud, a pour objectif général de développer des systèmes de culture et de transformation à plus faibles impacts environnementaux et à plus forte valeur ajoutée, intégrant l'élaboration et la gestion de la qualité des produits agricoles et agroalimentaires de l'amont à l'aval des filières. Les activités de recherche du DP sont structurées en deux équipes et je me situe dans l'équipe 'Bases biologiques et techniques pour la co-conception de systèmes agroalimentaires de qualité'. Son objectif est d'acquérir les connaissances nécessaires et de développer des outils permettant de générer et d'évaluer des systèmes techniques innovants. Le projet de recherche que je propose s'intègre dans la première action de cette équipe, destinée à identifier et modéliser les déterminants du rendement et de la qualité des produits agricoles et agroalimentaires.

Enfin, les deux axes de recherche proposés en dehors de la Réunion participent, parallèlement à leur intérêt scientifique, à la volonté de développer un travail en réseau au sein de mon unité de recherche, dont des chercheurs sont basés au Sénégal et à Madagascar et assureront une partie du suivi des activités de recherche sur place. De même, la vocation du CIRAD à la Réunion est d'avoir un rayonnement régional et les actions de coopération avec les pays de la zone Océan Indien sont encouragées. La partie de mon projet de recherche consacrée au giroflier à Madagascar participe à cet objectif en renforçant les liens scientifiques entre les deux îles. Ces actions de recherche, menées dans des

contextes différents de celui de la Réunion, viendront enrichir les travaux et les réflexions scientifiques que je mènerai à la Réunion.

Ce projet de recherche contribuera au rapprochement des disciplines agronomiques et de l'écologie à travers la mobilisation de méthodes et de concepts issus de l'écologie pour traiter de questions de recherche agronomiques. Ce rapprochement s'opère depuis quelques années dans le domaine de l'agroécologie avec l'étude des interactions entre les composantes végétales et animales de l'agroécosystème (e.g. Malézieux, 2012). Ma démarche participera à étendre ce rapprochement à l'étude du fonctionnement de l'arbre fruitier (allométrie fonctionnelle, coûts de la reproduction).

Enfin, ce projet de recherche va contribuer à renforcer le partenariat établi depuis plusieurs années avec Pierre-Eric Lauri (INRA, UMR AGAP), mais aussi à consolider celui avec l'équipe Virtual Plants (CIRAD/INRA/INRIA, UMR AGAP) et à en développer de nouveaux, aux échelles nationale et internationale. Ces partenariats concernent non seulement des co-encadrements de thèses ou de stages de master, mais également des échanges et des réflexions scientifiques sur les thématiques de l'architecture des arbres fruitiers, de la floraison et de la phénologie, avec le croisement intéressant d'expériences en milieu tempéré et en milieu tropical.

BIBLIOGRAPHIE

- Agostini D., Habib R., Chadoeuf J. 1999. A stochastic approach for a model of flowering in kiwifruit 'Hayward'. *Journal of Horticultural Science and Biotechnology*, 74: 30-38.
- Arnold C. Y. 1959. The determination and significance of the base temperature in a linear heat unit system. *Proceedings of the American Society for Horticultural Science*, 74: 430-445.
- Atchinson E. 1947. Chromosome numbers in the Myrtaceae. *American Journal of Botany*, 34: 159-164.
- Augspurger C.K. 1983. Phenology, flowering synchrony, and fruit set of six neotropical shrubs. *Biotropica*, 15: 257-267.
- Barbosa F.R., Gonçalves M.E., De Souza E.A., Moreira W.A., Haji F.N.P., Alencar J.A. 2002. Chemical control of *Erosomyia mangiferae* on mango trees at the Sao Francisco river valley, Brazil. *Proceedings of the VII International Mango Symposium*: 261-261.
- Barthélémy D., Caraglio Y. 2007. Plant architecture: a dynamic, multilevel and comprehensive approach to plant form, structure and ontogeny. *Annals of Botany*, 99: 375-407.
- Baskerville G.L. 1972. Use of logarithmic regression in the estimation of plant biomass. *Canadian Journal of Forestry*, 2: 49-53.
- Bawa K.S. 1983. Patterns of flowering in tropical plants. In: Jones CE, Little RJ, eds. *Handbook of experimental pollination*. New York, Scientific and Academic Editions, 394-410.
- Belmonte J., Roure J.M. 1991. Characteristics of the aeropollen dynamics at several localities in Spain. *Grana*, 30: 364-372.
- Bernier G., Périlleux C. 2005. A physiological overview of the genetics of flowering time control. *Plant Biotechnology Journal*, 3: 3-16.
- Bittenbender H.C., Kobayashi K.D. 1990. Predicting the harvest of cycled 'Beaumont' guava. *Acta Horticulturae*, 269: 197-204.
- Bodson M., Outlaw W.H. Jr. 1985. Elevation in the sucrose content of the shoot apical meristem of *Sinapis alba* at floral evocation. *Plant Physiology*, 79: 420-424.
- Bodson M., Bernier G. 1985. Is flowering controlled by the assimilate level? *Physiologie Végétale*, 23: 491-501.
- Bonhomme R. 2000. Bases and limits to using 'degree.day' units. *European Journal of Agronomy*, 13: 1-10.
- Bonny S. 1997. L'agriculture raisonnée, l'agriculture intégrée et Farre – Forum de l'agriculture raisonnée respectueuse de l'environnement. *Nature Sciences et Société*, 5: 64-71.
- Boudry P., Wieber R., Saumitou-Laprade P., Pillen K., Van Dijk H., Jung C. 1994. Identification of RLFP markers closely linked to the bolting gene B and their significance for the study of the annual habit in beets (*Beta vulgaris* L.). *Theoretical Applied Genetics*, 88: 852-858.
- Brisson N., Delécolle R. 1991. Développement et modèles de simulation de culture. *Agronomie*, 12 : 253-263.

- de Candolle A. 1884. Origin of cultivated plants. Kegan Paul, Trench & Co., London, 468 p.
- Cannell M.G.R., Smith R.I. 1983. Thermal time, chill days and prediction of budburst in *Picea sitchensis*. *Journal of Applied Ecology*, 20: 951-963.
- Carthew S.M. 1993. Patterns of flowering and fruit production in a natural population of *Banksia spinulosa*. *Australian Journal of Botany*, 41: 465-480.
- Cave R.L., Hammer G.L., McLean G., Birch C.J., Erwin J.E., Johnston M.E. 2013. Modelling temperature, photoperiod and vernalization responses of *Brunonia australis* (Goodeniaceae) and *Calandrinia* sp. (Portulacaceae) to predict flowering time. *Annals of Botany*, 111: 629-639.
- Cavender-Bares J., Holbrook N.M. 2001. Hydraulic properties and freezing-induced cavitation in sympatric evergreen and deciduous oaks with contrasting habitats. *Plant, Cell and Environment*, 24: 1243-1256.
- Champagnat P., Barnola P., Lavarenne S. 1971. Premières recherches sur le déterminisme de l'acrotonie des végétaux ligneux. *Annales des Sciences Forestières*, 28: 5-22.
- Chuine I., Cour P., Rousseau D.D. 1998. Fitting models predicting dates of flowering of temperate-zone trees using simulated annealing. *Plant, Cell and Environment*, 21: 455-466.
- Chuine I., Cour P., Rousseau D.D. 1999. Selecting models to predict the timing of flowering of temperate trees: implications for tree phenology modelling. *Plant, Cell and Environment*, 22: 1-13.
- Corbesier L., Lejeune P., Bernier G. 1998. The role of carbohydrates in the induction of flowering in *Arabidopsis thaliana*: comparison between the wild type and a starchless mutant. *Planta*, 206: 131-137.
- Costes E. 1995. Litchi tree architecture and flowering: considerations on controlling biennial bearing. *Fruits*, 50: 191-204.
- Costes E., Lauri P.E., Regnard J.L. 2006. Analyzing Fruit Tree Architecture: Implications for Tree Management and Fruit Production. *Horticultural Reviews*, 32: 61p.
- Costes E., Smith C., Renton M., Guédon Y., Prusinkiewicz P., Godin C. 2008. MAppleT: simulation of apple tree development using mixed stochastic and biomechanical models. *Functional Plant Biology*, 35(9-10): 936-950.
- Da Silva D., Boudon F., Godin C., Sinoquet H. 2008. Multiscale framework for modeling and analyzing light interception by trees. *Multiscale Modelling Simulation*, 7(2): 910-933.
- Da Silva D., Favreau R., Auzmendi I., DeJong T. M. 2011. Linking water stress effects on carbon partitioning by introducing a xylem circuit into L-PEACH. *Annals of Botany*, 108(6): 1135-1145.
- Davenport T.L. 2009. Reproductive physiology. In: Litz R.E.(ed). *The Mango. Botany, production and uses. 2nd edition*. Wallingford, UK, CAB, 97-169.
- Davie S.J. et Stassen P.J.C. 1997. The effect of fruit thinning and tree pruning on tree starch reserves and on fruit retention of "Sensation" mango trees. *Acta Horticulturae*, 455: 160-166.

Davie S.J., Stassen P.J.C., Grove H.G. 2000. Starch reserves in the mango tree. *Acta Horticulturae*, 509: 335-346.

Dodd J.C., Estrada A., Jeger M.J. 1992. Epidemiology of *Colletotrichum gloeosporioides* in the tropics. In: Bailey JA, Jeger MJ, eds. *Colletotrichum Biology, pathology and control*. Wallingford, C.A.B. International.

Durand R. 1969. Signification et portée des sommes de temperature. *BTI* 238, 185-190.

Ek A.R. 1979. A model for estimating branch weight and branch leaf weight in biomass studies. *Forest Science*, 25: 303-306.

El Titi A., Boller E.F., Gendrier J.P. 1993. *Integrated production: principles and technical guidelines*. Publication of the Commission: "IP-Guidelines and Endorsement". IOBC-WPRS Bulletin, 16(1), 96p.

Enquist B.J., Niklas K.J. 2001. Invariant scaling relations across tree-dominated communities. *Nature*, 410: 655-660.

FAO. 2011. *Save and grow. A policymaker's guide to the sustainable intensification of smallholder crop production*. Food and Agriculture Organization of the United Nations (Ed.), Rome, Italia, 102p.

FAO, WFP and IFAD. 2012. *The State of Food Insecurity in the World 2012. Economic growth is necessary but not sufficient to accelerate reduction of hunger and malnutrition*. Food and Agriculture Organization of the United Nations (Ed.), Rome, Italia, 62p.

Fouqué A, 1972. Espèces fruitières d'Amérique tropicale: Famille des Myrtacées. *Fruits*, 27: 120-139.

Frenguelli G., Bricchi E., Romano B., Mincigrucci G., Spielsma F.T.M. 1989. A predictive study on the beginning of the pollen season for Gramineae and *Olea europea* L. *Aerobiologia*, 5: 64-70.

Gamper H. 2005. Nondestructive estimates of leaf area in white clover using predictive formulae: the contribution of genotype identity to trifoliate leaf area. *Crop Science*, 45: 2552-2556.

Garner L.C., Lovatt C.J. 2008. The relationship between flower and fruit abscission and alternate bearing of 'Hass' avocado. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 133: 3-10.

Garnier E., Navas M.L. 2012. A trait-based approach to comparative functional plant ecology: concepts, methods and applications for agroecology. A review. *Agronomy for Sustainable Development*, 32: 365-399.

Génard M., Bruchou C. 1993. A functional and exploratory approach to studying growth: the example of the peach fruit. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 118: 317-323.

Gentry A.H. 1974. Flowering phenology and diversity in tropical Bignoniaceae. *Biotropica*, 6: 64-68.

Gerbaud P. 2012. Mango. *FruiTrop*, 197: 19-54.

- Goldschmidt E.E. 2005. Regulatory aspects of alternate bearing in fruit trees. *Italus Hortus*, 12(1): 11-17.
- Goldschmidt E. E., Golomb A. 1982. The carbohydrate balance of alternate-bearing citrus trees and the significance of reserves for flowering and fruiting. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 107: 206-208.
- Goldschmidt E.E., Aschkenazi N., Herzano Y., Schaffer A.A., Monselise S.P. 1985. A role for carbohydrate-levels in the control of flowering in citrus. *Scientia Horticulturae*, 26: 159-166.
- Grechi I., Hilgert N., Sauphanor B., Senoussi R., Lescourret F. 2010. Modelling coupled peach tree-aphid population dynamics and their control by winter pruning and nitrogen fertilization. *Ecological Modelling*, 221(19): 2363-2373.
- Grechi I., Ould-Sidi M.M., Hilgert N., Senoussi R., Sauphanor B., Lescourret F. 2012. Designing integrated management scenarios using simulation-based and multi-objective optimization: Application to the peach tree-*Myzus persicae* aphid system. *Ecological Modelling*, 246: 47-59.
- Grillo M.A., Li C., Hammond M., Wang L., Schemske D.W. 2013. Genetic architecture of flowering time differentiation between locally adapted populations of *Arabidopsis thaliana*. *New Phytologist*, 197: 1321-1331.
- Guisard Y., Birch C.J., Tesic D. 2010. Predicting the leaf area of *Vitis vinifera* L. cvs. Cabernet Sauvignon and Shiraz. *American Journal of Enology and Viticulture*, 61: 272-277.
- Guitton B., Kelner J.J., Velasco R., Gardiner S.E., Chagné D., Costes E. 2012. Genetic control of biennial bearing in apple. *Journal of Experimental Botany*, 63: 131–149.
- Hallé F, Martin R. 1968. Étude de la croissance rythmique chez l'hévéa (*Hevea brasiliensis* Müll. -Arg., Euphorbiacées, Crotonoïdées). *Adansonia* 8, 475–503.
- Hänninen H. 1987. Effects of temperature on dormancy release in woody plants: implications of prevailing models. *Silva Fennica*, 21: 279-299.
- Harvey P.J., Pagel M.D. 1991. *The comparative method in evolutionary biology*. Oxford University Press, Oxford, United Kingdom.
- He Y., Amasino R.M. 2013. Role of chromatin modification in flowering-time control. *Trends in Plant Science*, 10:30-35.
- Hilderbrand P.E. 1990. Agronomy's role in sustainable agriculture: integrated farming systems. *Journal of Production Agriculture*, 3: 285-288.
- Hirano R.T., Nakasone H.Y. 1969. Chromosome numbers of ten species and clones in the genus *Psidium*. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 94: 83-86.
- Hof L., Keiser L.C.P., Elberse I.A.M., Dolstra O. 1999. A model describing the flowering of single plants, and the heritability of flowering traits of *Dimorphotheca pluvialis*. *Euphytica*, 110: 35-44.
- Huenneke L.F., Vitousek P.M. 1990. Seedling and clonal recruitment of the invasive tree *Psidium cattleianum*: implications for management of native Hawaiian forests. *Biological Conservation*, 53: 199-211.

- Huff A. 2001. A significance test for biennial bearing using data resampling. *Journal of Horticultural Science and Biotechnology*, 76: 534-535.
- Ichie T., Igarashi S., Yoshida S., Kenzo T., Masaki T., Tayasu I. 2013. Are stored carbohydrates necessary for seed production in temperate deciduous trees? *Journal of Ecology*, 101: 525-531.
- Idso S.B., Jackson R.D., Reginato R.J. 1978. Extending the 'degree day' concept of plant phenological development to include water stress effects. *Ecology*, 59: 431-433.
- Ims R.A. 1990. The ecology and evolution of reproductive synchrony. *Trends in Ecology and Evolution*, 5: 135-140.
- Jacobsen A.L., Agenbag L., Esler K.J., Pratt R.B., Ewers F.W., Davis S.D. 2007. Xylem density, biomechanics and anatomical traits correlate with water stress in 17 evergreen shrub species of the Mediterranean-type climate region of South Africa. *Journal of Ecology*, 95: 171-183.
- Joas J., Le Blanc M., Beaumont C., Michels T. 2010. Physico-chemical analyses, sensory evaluation and potential of minimal processing of pejobaye (*Bactris gasipaes*) compared to Mascarenes palms. *Journal of Food Quality*, 33: 216-229.
- Joas J., Vulcain E., Desvignes C., Morales E., Léchaudel M. 2012. Physiological age at harvest regulates the variability in postharvest ripening, sensory and nutritional characteristics of mango (*Mangifera indica* L.) cv. Cogshall due to growing conditions. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 92(6): 1282-1290.
- Kakishima S., Yoshimura J., Murata H., Murata J. 2011. 6-year periodicity and variable synchronicity in a mass-flowering plant. *PLoS ONE*, 6(12): e28140 doi:10.1371/journal.pone.0028140
- Keurentjes J.J.B., Molenaar J., Zwaan B.J. 2013. Predictive modeling of complex agronomic and biological systems. *Plant, Cell & Environment*, 36: 1700-1710.
- Kikuzawa K., Koyama H., Umeki K., Lechowicz M.J. 1996. Some evidence for an adaptive linkage between leaf phenology and shoot architecture in sapling trees. *Functional Ecology*, 10: 252-257.
- Komiyama A., Pongparn S., Kato S. 2005. Common allometric equations for estimating the tree weight of mangroves. *Journal of Tropical Ecology*, 21: 471-477.
- Lauri P.E. 2007. Differentiation and growth traits associated with acrotony in the apple tree (*Malus x domestica*, Rosaceae). *American Journal of Botany*, 94: 1273-1281.
- Lauri P.E., Kelner J.J. 2001. Shoot type demography and dry matter partitioning: a morphometric approach in apple (*Malus x domestica*). *Canadian Journal of Botany*, 79: 1270-1273.
- Lauri P.E., Terouanne E., Lespinasse J.M., Regnard J.L., Kelner J.J. 1995. Genotypic differences in the axillary bud growth and fruiting pattern of apple fruiting branches over several years: an approach to regulation of fruit bearing. *Scientia Horticulturae*, 64: 265-281.
- Lauri P.E., Terouanne E., Lespinasse J.M. 1997. Relationship between the early development of apple fruiting branches and the regularity of bearing: an approach to the strategies of various cultivars. *Journal of the Horticultural Science*, 72: 519-530.

Lauri P.E., Hucbourg B., Ramonguilhem M., Méry D. 2011. An architectural-based tree training and pruning – Identification of key features in the apple. *Acta Horticulturae*, 903: 589-596.

Léchaudel M., Génard M., Lescourret F., Urban L., Jannoyer M., 2005. Modeling effects of weather and source–sink relationships on mango fruit growth. *Tree Physiology*, 25: 583-597.

Léchaudel M., Damour G., Fournier P., Joas J., Jahiel M. 2010. How to predict harvest date of tropical fruit: From simple methods to complex models. *Acta Horticulturae*, 880: 175-182.

Lescourret F., Moitrier N., Valsesia P., Génard M. 2011. QualiTree, a virtual fruit tree to study the management of fruit quality. I. Model development. *Trees*, 25: 519-530.

MacDonald I.A.W., Thébaud C., Strahm W., Strasberg D. 1991. Effects of alien plant invasions on native vegetation remnants on La Réunion (Mascarene Islands, Indian Ocean). *Environmental Conservation*, 18: 51-61.

Malézieux E. 2012. Designing cropping systems from nature. *Agronomy for Sustainable Development*, 32:15-29.

Marino F., Greene D.W. 1981. Involvement of gibberellins in the biennial bearing of 'Early McIntosh' apples. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 106(5): 593-596.

Mayer D.G., Butler D.G. 1993. Statistical validation. *Ecological Modelling*, 68: 21-32.

Milind P., Deepa K. 2011. Clove: a champion spice. *International Journal of Research in Ayurveda & Pharmacy*, 2(1): 47-54

Miras-Avalos J.M., Egea G., Nicolas E., Génard M., Vercambre G., Moitrier N., Valsesia P., Gonzalez-Real M.M., Bussi C., Lescourret F. 2011. QualiTree, a virtual fruit tree to study the management of fruit quality. II. Parameterisation for peach, analysis of growth-related processes and agronomic scenarios. *Trees*, 25 : 785-799.

Medan D., Bartoloni N. 1998. Fecundity effects of dichogamy in an asynchronously flowering population: a genetic model. *Annals of Botany*, 81: 373-383.

Mitchell-Olds T. 1996. Genetic constraints on life-history evolution: quantitative-trait loci influencing growth and flowering in *Arabidopsis thaliana*. *Evolution*, 50: 140-145.

Monselise S.P., Goldschmidt E.E. 1982. Alternate bearing in fruit trees. *Horticultural Reviews* 4: 128–173.

Muñoz-Fambuena N., Mesejo C., Gonzalez-Mas M.C., Primo-Millo E., Agusti M, Iglesias D.J. 2011. Fruit regulates seasonal expression of flowering genes in alternate-bearing 'Moncada' mandarin. *Annals of Botany*, 108: 511-519.

Murfet I.C. 1977. Environmental interaction and the genetics of flowering. *Annual Review of Plant Physiology*, 28: 253-278.

Nienstaedt H. 1974. Genetic variation in some phenological characteristics of forest trees. In: Lieth H, ed. *Phenology and seasonality modelling*. New York, Springer Verlag, 389-400.

Obeso J.R. 2002. The costs of reproduction in plants. *New Phytologist*, 155: 321-348.

- Olesen T., Roberson D., Muldoon S., Meyer R. 2008. The role of carbohydrate reserves in evergreen tree development, with particular reference to macadamia. *Scientia Horticulturae*, 117: 73-77.
- Osawa A., Shoemaker C.A., Stedinger J.R. 1983. A stochastic model of balsam fir bud phenology utilizing maximum likelihood parameter estimation. *Forest Science*, 29: 478-490.
- de Parcevaux S., Hubert L. 2007. *Bioclimatologie: Concepts et applications*. Collection Synthèses (INRA), Editions Quae, 324 p.
- Parresol B.R. 1999. Assessing tree and stand biomass: a review with examples and critical comparisons. *Forest Science*, 45: 573-593.
- Pellerin B.P., Buszard D., Iron D., Embree C.G., Marini R.P., Nichols D.S., Neilsen G.H., Neilsen D. 2011. A theory of blossom thinning to consider maximum annual flower bud numbers on biennial apple trees. *HortScience*, 6(1): 40-42.
- Pors B., Werner P.A. 1989. Individual flowering time in a goldenrod (*Solidago canadensis*): field experiment shows genotype more important than environment. *American Journal of Botany*, 76: 1681-1688.
- Porté A., Trichet P., Bert D., Loustau D. 2002. Allometric relationships for branch and tree woody biomass of Maritime pine (*Pinus pinaster* Ait). *Forest Ecology and Management*, 158: 71-83.
- Pradal C., Dufour-Kowalski S., Boudon F., Fournier C., Godin C. 2008. OpenAlea: A visual programming and component-based software platform for plant modelling. *Functional Plant Biology*, 35(9-10): 751-760.
- Prasad S.N. 1971. *The Mango Midge Pests*. Cecidological Society of India, Allahabad, India. 172 p.
- Preston K.A., Ackerly D.D. 2003. Hydraulic architecture and the evolution of shoot allometry in contrasting climates. *American Journal of Botany*, 90: 1502-1512.
- Primack R.B. 1980. Variation in the phenology of natural populations of montane shrubs in New Zealand. *Journal of Ecology*, 68: 849-862.
- Reekie E.G., Bazzaz F.A. 2005. *Reproductive allocation in plants*. Elsevier Academic Press (Ed.), London, United Kingdom, 247p.
- Rey J.Y., Diallo T.M., Vannière H., Didier C., Kéita S., Sangaré M. 2004. La mangue en Afrique de l'Ouest francophone : variétés et composition variétale des vergers. *Fruits*, 59:191-208.
- Rivera G., Borchert R. 2001. Induction of flowering in tropical trees by a 30-min reduction in photoperiod: evidence from field observations and herbarium specimens. *Tree Physiology*, 21: 201-212.
- Rosenstock T.S., Hastings A., Koenig W.D., Lyles D.J., Brown P.H. 2011. Testing Moran ' s theorem in an agroecosystem. *Oikos*, 120: 1434-1440.
- Salomé P. A., Bomblies K., Laitinen R.A.E., Yant L., Mott R., Weigel D. 2011. Genetic architecture of flowering-time variation in *Arabidopsis thaliana*. *Genetics*, 188: 421-433.

- Scholefield P.B., Sedgley M., Alexander D. McE. 1985. Carbohydrate cycling in relation to shoot growth, floral initiation and development and yield in the avocado. *Scientia Horticulturae*, 25: 99-110.
- Shinozaki K., Yoda K., Hozumi K., Kira T. 1964. A quantitative analysis of plant form. The pipe model theory. I. Basic analysis. *Japanese Journal of Ecology*, 14: 97-105.
- Spann T.M., Beede R.H., De Jong T. 2008. Seasonal carbohydrate storage and mobilization in bearing and non-bearing pistachio (*Pistacia vera*) trees. *Tree Physiology*, 28: 207-213.
- Sprugel D.G. 1983. Correcting for bias in log-transformed allometric equations. *Ecology*, 64: 209-210.
- Stassen P.J.C., Janse van Vuuren B.P.H. 1997. Storage, redistribution and utilization of starch in young bearing "Sensation" mango trees. *Acta Horticulturae*, 455: 151-159.
- Stevenson M.T., Shackel K.A. 1998. Alternate bearing in pistachio as a masting phenomenon: construction cost of reproduction versus vegetative growth and storage. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 123(6): 1069-1075.
- Sun H-Q., Cheng J., Zhang F-M., Luo Y-B., Ge S. 2009. Reproductive success of non-rewarding *Cypripedium japonicum* benefits from low spatial dispersion pattern and asynchronous flowering. *Annals of Botany*, 103: 1227-1237.
- Suzuki M., Hiura T. 2000. Allometric differences between current-year shoots and large branches of deciduous broad-leaved tree species. *Tree Physiology*, 20: 203-209.
- Tal O. 2011. Flowering phenological pattern in crowns of four temperate deciduous tree species and its reproductive implications. *Plant Biology*, 13: 62-70.
- Taneda H., Tateno M. 2004. The criteria for biomass partitioning of the current shoot: water transport versus mechanical support. *American Journal of Botany*, 91: 1949-1959.
- Tani N., Tsumura Y., Fukasawa K., Kado T., Taguchi Y., Lee S. L., Lee C. T., Muhammad N., Niiyama K., Otani T., Yagihashi T., Ripin A., Kassim A. R. 2012. Male fecundity and pollen dispersal in hill dipterocarps: significance of mass synchronized flowering and implications for conservation. *Journal of Ecology*, 100: 405-415.
- Tardieu F. 2013. Plant response to environmental conditions: assessing potential production, water demand, and negative effects of water deficit. *Frontiers in Plant Physiology*, 4:17 doi: 10.3389/fphys.2013.00017.
- Thankamani C.K., Sivaraman K., Kandiannan K., Peter K.V. 1994. Agronomy of tree spices (clove, nutmeg, cinnamon and allspice) - a review. *Journal of Spices & Aromatic Crops*, 3(2): 105-123.
- Tixier P., Malézieux E., Dorel M. 2004. SIMBA-POP: a cohort population model for long-term simulation of banana crop harvest. *Ecological Modelling*, 180: 407-417.
- Tixier P., Malézieux E., Dorel M., Wery J. 2008. SIMBA: a comprehensive model for evaluation and prototyping of banana-based cropping systems. *Agricultural Systems*, 97: 139-150.

- Uechi N., Yukawa J. 2006. Life history patterns and host ranges of the genus *Asphondylia* (Diptera: Cecidomyiidae). In: *Galling Arthropods and Their Associates*. Springer, Tokyo, Japan, 275-285.
- Urban L., Léchaudel M., Lu P. 2004. Effect of fruit load and girdling on leaf photosynthesis in *Mangifera indica* L. *Journal of Experimental Botany*, 55: 2075-2085
- Vannière H., Didier C., Rey J.Y., Diallo T.M., Kéita S., Sangaré M. 2004. La mangue en Afrique de l'Ouest francophone : les systèmes de production et les itinéraires techniques. *Fruits*, 59: 383-398.
- Walther B.A., Moore J.L. 2005. The concepts of bias, precision and accuracy, and their use in testing the performance of species richness estimators, with a literature review of estimator performance. *Ecography*, 28: 815-829.
- Wang J.Y. 1960. A critique of the heat unit approach to plant response studies. *Ecology*, 41: 785-790.
- Warton D.I., translated to R by Ormerod J. 2005. SMATR: (Standardised) Major Axis Estimation and Testing Routines. R package version 2.0. <http://web.maths.unsw.edu.au/~dwarton>.
- Warton D.I., Wright I.J., Falster D.S., Westoby M. 2006. Bivariate line-fitting methods for allometry. *Biological Reviews*, 81: 259-291.
- Westoby M., Falster D.S., Moles A.T., Vesk P.A., Wright I.J. 2002. Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 33: 125-159.
- White P.S. 1983. Corner's rules in eastern deciduous trees: allometry and its implication for the adaptive architecture of trees. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 110: 203-212.
- WHO. 2003. *Fruit and vegetable promotion initiative – A meeting report, Geneva, 25-27/08/2003*. World Health Organization (Ed.), Geneva, Switzerland, 29p.
- Wielgolaski F.E. 1999. Starting dates and basic temperatures in phenological observations of plants. *International Journal of Biometeorology*, 42: 158-168.
- Wilkie J.D., Sedgley M., Olesen T. 2008. Regulation of floral initiation in horticultural trees. *Journal of Experimental Botany*, 59: 3215-3228.
- Wright I.J., Ackerly D.D., Bongers F., Harms K.E., Ibarra-Manriquez G., Martinez-Ramos M., Mazer S.J., Muller-Landau H.C., Paz H., Pitman N.C.A., Poorter L., Silman M.R., Vriesendorp C.F., Webb C.O., Westoby M., Wright S.J. 2007. Relationships among ecologically important dimensions of plant trait variation in seven neotropical forests. *Annals of Botany*, 99: 1003-1015.
- Yang S., Logan J., Coffey D.L. 1995. Mathematical formulae for calculating the base temperature for growing degree days. *Agricultural and Forest Meteorology*, 74: 61-74.
- Yukawa J. 2000. Synchronization of gallers with host plant phenology. *Population Ecology*, 42: 105-113.

Résumé

Les cultures fruitières, productions majeures de par leurs qualités nutritionnelles et leur importance économique, présentent des problèmes agronomiques relatifs à l'élaboration du rendement, à la qualité des fruits et à la protection phytosanitaire. Mon objet de recherche est l'arbre fruitier tropical et son fonctionnement, en lien avec l'élaboration du rendement, et dans une moindre mesure avec les interactions avec les bio-agresseurs. J'ai concentré la majeure partie de mes travaux sur la floraison, étape centrale de l'élaboration du rendement et qui a des relations fortes avec l'entomofaune, pollinisateurs ou ravageurs. Dans le contexte de la production fruitière intégrée, j'envisage la floraison dans ses dimensions temporelle et quantitative. Je me suis intéressé à deux problèmes agronomiques qui affectent directement les performances des cultures fruitières tropicales, l'alternance de production et les asynchronismes phénologiques, que j'ai étudiés sur le manguier (*Mangifera indica*) et le goyavier-fraise (*Psidium cattleianum*).

La température étant un facteur clé de la phénologie, je développe dans une première partie une réflexion sur les modèles de temps thermique, leur signification, leurs limites et leur bon usage, en me basant sur mes propres résultats. Je propose ensuite un modèle stochastique simulant le déroulement d'une floraison asynchrone, dont les paramètres quantifient les asynchronismes de floraison à différentes échelles (intra- et inter-arbres). Ce modèle est descriptif et des travaux sont ensuite présentés pour rechercher des déterminants de l'occurrence et de la date l'apparition des bourgeons floraux. Deux approches ont été envisagées. Une première approche, nutritionnelle, a montré que les teneurs en amidon des unités de croissance terminales du goyavier-fraise jouent un rôle important dans l'alternance de production de cette espèce. Une seconde approche, architecturale, a montré des interactions fortes entre les composantes structurelles et temporelles de l'architecture du manguier, et entre le développement végétatif et le développement reproducteur. Ces résultats permettent d'identifier des facteurs endogènes qui déterminent partiellement la variabilité phénologique au sein de la canopée et qui sont probablement à l'origine des asynchronismes intra- et inter-arbres, ainsi que des rythmes endogènes qui les entretiennent. La floraison est affectée par des facteurs temporels et structurels, en interaction avec des facteurs environnementaux. Ensuite, une réflexion méthodologique est proposée sur l'utilisation de l'allométrie pour quantifier de façon non destructive la croissance végétative et ainsi proposer des outils pour approfondir l'étude des interactions entre le développement végétatif et le développement reproducteur du manguier. Enfin, l'étude des interactions entre la phénologie du manguier et un ravageur majeur de sa floraison est présentée. La température apparaît comme un facteur décisif de synchronisation des cycles des deux espèces. La phénologie du manguier est une composante essentielle de la stratégie de vie de l'insecte, suggérant des pistes de maîtrise des dégâts du ravageur par une meilleure synchronisation de la phénologie des arbres dans un verger.

Un projet scientifique en trois parties, basé sur les résultats précédents, est ensuite présenté. Dans un premier temps, il s'agit de mieux comprendre les mécanismes impliqués dans le déclenchement et l'entretien de l'alternance de production du manguier, avec une approche utilisant le concept des coûts de la reproduction. Ensuite, il s'agit de synthétiser les connaissances acquises dans un modèle d'élaboration du rendement et de la qualité de la mangue qui sera un outil d'exploration du fonctionnement du manguier, et de simulation de son comportement dans différents contextes culturels. Enfin, il est proposé d'appliquer les méthodologies et les résultats précédents à d'autres contextes agronomiques et climatiques pour le manguier, ou à d'autres espèces présentant des problèmes marqués d'alternance de production ou d'asynchronismes phénologiques.